E & A

Band 32 Heft 1 August 1950

OMMONWEALTH INST.
NTOMOLOGY LIBRARY
21 AUG 1950
ERIAL Ex. 270
EPARATE

ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

ZUGLEICH ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

K. ESCHERICH

Dr. med. et phil., Dr. Dr. h. c., o. ö. Professor em. an der Universität München

Mit 33 Abbildungen

VERLAG PAUL PAREY

Z. ang. Ent. Bd. 32 **Heft 1** *S. 1—140 Bln. 1950*

Inhalt

Originalaufsätze

Die Koinzidenz als gradologisches Problem. Von WALTER THALENHORST. Mit 6 Abb. 1

Die Wirkung einiger Kontaktgifte auf Nonnenraupen im klimatischen Optimum. Von WERNER STEUDEL. Mit 14 Abbildungen 49

Die Malariamückenbrutplätze Nordgriechenlands und ihre Sanierung. Von HERBERT WEIDNER. Mit 13 Abbildungen 86

Referate 134

Dieses Heft enthält als gesonderte Buchbindereinheit
das Autoren- und Sachregister des 31. Bandes

Schriftleitung: Geh. Reg.-Rat Professor Dr. K. ESCHERICH, München 19, Prinzenstr. 26. Manuskripte sind nur an den Herrn Herausgeber zu schicken.

Honorierung: Die Beiträge sind so kurz und präzise wie möglich zu halten. Bei Abbildungen wird gebeten, sich auf das Notwendigste zu beschränken. Jeder Arbeit ist am Schluß eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse anzufügen. Das Honorar beträgt je Bogen 32.— DM., mehr als 3 Bogen werden nicht honoriert. Der von Abbildungen eingenommene Raum sowie Doktor-Dissertationen werden nicht honoriert.

Erscheinungsweise: Jährlich erscheint 1 Band zu 4 Heften im Gesamtumfang von etwa 40 Bogen. Das Abonnement verpflichtet zum Bezug eines ganzen Bandes. Es verlängert sich jeweils, falls nicht spätestens unverzüglich nach Eingang der letzten Lieferung des berechneten Bandes Abbestellung erfolgt.

Sonderabdrucke: Von Originalaufsätzen werden auf Wunsch 20 Sonderabdrucke kostenlos zur Verfügung gestellt, von Doktorarbeiten 50. Mehrbedarf kann gegen Berechnung geliefert werden.

Abonnementspreis dieses Heftes 18,80 DM. **Einzelpreis 19,80 DM.**

Originalaufsätze

Die Koinzidenz als gradologisches Problem

Eine synökologische Studie

Von

WALTER THALENHORST

(Forstschutzstelle Sieber/Harz)

Mit 6 Abbildungen

Inhalt:

I. Einleitung 2
II. Definition 5
III. Dispersion und Koinzidenz im Raum 6
A. Dispersionstypen und Ursachen ihrer Entstehung 6
1. Statik 7
a) Horizontale Dispersion 7
b) Vertikale Dispersion 11
c) Die Ursachen der Diskontinuität 12
d) Die Gliederung des Biotops 15
2. Dynamik 17
a) Horizontal 17
b) Vertikal 22
B. Die Koinzidenz im Raum 22
1. Grundsätzliche Betrachtungen 22
2. Statik 24
a) Horizontal 24
b) Vertikal 27
c) Koinzidenz mit abiotischen Faktoren 28
3. Dynamik 30
a) Individuelle Koinzidenzdynamik 30
b) Populationsdynamik 32
IV. Apparenz und Koinzidenz in der Zeit 32
A. Die Apparenz 32
1. Statik 33
2. Dynamik 33
B. Die Koinzidenz in der Zeit 34
1. Statik 34
a) Totale Koinzidenz 34
b) Partielle Koinzidenz 34
2. Dynamik 38
a) Veränderungen des Witterungsverlaufs 38
b) Interspezifische Reaktionen bei Parasiten 39
V. Das Zusammenwirken 39
VI. Schlußwort 43
VII. Zusammenfassung 44
VIII. Schrifttum 44

I. Einleitung

Der Massenwechsel eines Schadinsekts wird durch eine unübersehbare Reihe von Faktoren gesteuert, deren Gesamtheit als Gradocoen bezeichnet worden ist (SCHWERDTFEGER 1941). Innerhalb dieses Systems besteht ein Kräftespiel [1]) sowohl zwischen dem Schädling und den einzelnen Faktoren „seines" Gradocoens wie zwischen den übrigen Faktoren untereinander (o. c.). Nächstliegende Aufgaben der Gradologie sind (neben rein empirischer Sammlung von Erfahrungsmaterial) die Isolierung zweier solcher, in einem gegenseitigen Kräftespiel stehender Komponenten und die Klärung der Regeln, nach denen das Spiel abläuft.

In dieser Richtung liegen Untersuchungen insbesondere über die Abhängigkeit der Insekten (Entwicklungsgeschwindigkeit, Mortalität) von klimatischen Faktoren (Temperatur, Luftfeuchtigkeit) vor (BLUNCK, BODENHEIMER, JANISCH, MARTINI, ZWÖLFER u. a.; Literatur: SCHWERDTFEGER 1941). Es gelang, diese Beziehungen mathematisch zu formulieren (Hyperbel als Annäherungskurve innerhalb eines bestimmten Bereichs; Exponentialfunktion).

Das Bestreben, auch andere gradologische Einzelprobleme über die bloße Empirie hinaus mit den Methoden einer „exakten" Wissenschaft anzufassen, d. h. letztlich mathematisch zu unterbauen, führte zu Versuchen, die Wechselwirkung zweier biotischer Komponenten (Wirt — Parasit) in eine mathematische Form zu zwingen (D'ANCONA, GAUSE, LOTKA, NICHOLSON, THOMPSON, VOLTERRA u. a.; Literatur: MARTINI 1931, SWEETMAN 1936, S. 18 ff., SCHWERDTFEGER 1944, S. 297 ff.). Eine gewisse, wenn auch nicht vollkommene Übereinstimmung der Berechnungsergebnisse mit den wirklichen Vorgängen in der Natur konnte in Einzelfällen nachgewiesen werden (z. B. SCHNEIDER 1939).

Solche Berechnungen gründen sich im wesentlichen auf folgende (tatsächliche oder fingierte) Größen:

Bevölkerungsdichte von Wirt und Parasit als Ausgangsbasis;
Fruchtbarkeit beider Arten (Weibchenanteil × Eizahl);
Anzahl der Eier, die der Parasit in ein Wirtstier ablegt;
Aktionsradius des Parasiten innerhalb des gegebenen Raumes.

Alle von außen her auf dieses System wirkenden Faktoren werden gedanklich ausgeschaltet. Auch die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens von Parasit und Wirt wird als Funktion der jeweiligen Bevölkerungsdichte der beiden Komponenten und des Aktionsradius des Parasiten angesehen.

Der theoretische Wert solcher Berechnungen ist nicht zu bestreiten. Eine andere Frage ist, ob ihre Ergebnisse für die Kausalanalyse von Massenvermehrungen schon ohne weiteres verwendbar sind. Ihre Gültigkeit beschränkt sich doch zunächst auf sehr einfache, geradezu „ideale"

[1]) „Kräftespiel" oder einfach „Spiel" soll dem in der angelsächsischen Literatur gebräuchlichen Ausdruck „interaction" entsprechen.

Verhältnisse, wie sie etwa in einem geschlossenen Raum vorliegen, der mit Mehlmotten und dem an sie gut angepaßten *Habrobracon juglandis* Ashm. besetzt ist (HASE 1925 und frühere Arbeiten). Selbst wenn man immer noch das Verhältnis Wirt — Parasit isoliert betrachtet und von jeder Beeinflussung durch die außerhalb dieses Systems liegenden Mortalitätsfaktoren abstrahiert, bleibt auch innerhalb seiner eine Anzahl von Störungsmomenten, die das Spiel der beiden Komponenten einschränken, lähmen oder sogar von vornherein überhaupt verhindern können. (In letzter Konsequenz müßte jedes ungehemmte Spiel zwischen Wirt und Parasit wenigstens dann, wenn der Parasit über die höhere Vermehrungsenergie verfügt, zum Aussterben beider Populationen führen; siehe KNOCHE 1921, S. 653; FRIEDERICHS 1932, S. 139.) Positiv ausgedrückt: es muß eine Reihe von bestimmten Voraussetzungen erfüllt sein, um das Spiel überhaupt in Gang zu bringen oder ihm sogar so freien Lauf zu lassen, daß sich seine Regeln manifestieren können.

Diese Störungsmomente machen sich in gewissen Erscheinungen bemerkbar, die schon seit langem die Aufmerksamkeit der Beobachter erregt haben, deren Ursachen aber nur in sehr klar liegenden Fällen erkannt worden sind. Das Problem kann vielleicht in weitem Kreise vorläufig durch das Wort „Anpassung des Parasiten an den Wirt" umrissen werden. Es äußert sich z. B. darin, daß

ein bestimmtes Insekt in besonders hohem Maße von einem einzigen Parasiten („Hauptparasiten") heimgesucht wird, während zahlreiche andere Arten in wesentlich geringerem Anteil bei ihm schmarotzen („Nebenparasiten");

bei einem und demselben Wirt in verschiedenen Gegenden und zu verschiedenen Zeiten keineswegs immer die gleiche Art den Hauptparasiten stellt, sondern daß ein und derselbe Schmarotzer das eine Mal als Haupt-, das andere Mal als bedeutungsloser Nebenparasit auftreten kann (unterschiedliche Zusammensetzung der „Parasitenreihen");

umgekehrt: eine Parasitenart bei einer Gelegenheit diese, bei einer anderen jene Wirtsspezies als „Hauptwirt" bevorzugt;

die Massenvermehrung des einen Schädlings durch einen einzigen Parasiten zum Zusammenbruch gebracht, diejenige eines anderen Insekts dagegen auch durch eine Vielzahl von Schmarotzern nur wenig beeinflußt wird;

die Parasiten zuweilen einen Verlauf ihres Massenwechsels zeigen, der mit der Gradation ihres Wirts sehr wenig in Einklang zu stehen scheint und allen theoretischen Berechnungen Hohn spricht.

Der in diesem Zusammenhang schon genannte Begriff „Anpassung" ist zu vielseitig, als daß er ohne nähere Abgrenzung in die kausalanalytische Untersuchung dieser Phänomene eingeführt werden könnte. Wieweit man hier mit psychologischen Momenten rechnen darf (THOMPSON and PARKER 1927), soll dahingestellt bleiben. Eine physiologische Anpassung kommt durchaus vor und könnte z. B. dafür

verantwortlich gemacht werden, daß sich das Ei eines Parasiten in einem ungeeigneten Wirt trotz geglückter Ablage nicht oder wenigstens nicht bis zur geschlechtsreifen Imago entwickelt. Dadurch wird natürlich der Wirtskreis eines Parasiten eingeengt. Auch diesem Problem, das zur Frage nach der Immunität und ihren Ursachen führt, soll hier nicht weiter nachgegangen werden (Näheres bei SWEETMAN 1936, S. 218 ff., und ESCHERICH 1942, S. 335 ff. und 341 ff.). Es gibt jedoch noch eine andere Form der „Anpassung", die man als ökologische Anpassung bezeichnen könnte. Sie führt Parasit und Wirt durch beiderseitiges Gebundensein an einen und denselben engeren Lebensraum zusammen und kann zuweilen (in solchen Fällen offenbar schwach ausgeprägte) psychologische oder gar physiologische Momente insofern zurückdrängen, als systematisch nicht nahe verwandte Bewohner dieses Lebensraumes gleich gern parasitiert werden (CUSHMAN 1926; Überschneidung der Parasitenreihen von *Bupalus piniarius* L. und *Diprion pini* L., SCHIMITSCHEK 1941 und 1943). Ich möchte allerdings das (zu leicht mit einem teleologischen Sinn behaftete) Wort „Anpassung" überhaupt vermeiden und dafür den Begriff der „Koinzidenz" anwenden. Koinzidenz besagt, daß Wirt und Parasit einander an einem bestimmten Ort und zu einem bestimmten Zeitpunkt treffen müssen, damit ein Spiel zustande kommt. Es wird gestört, wenn die Koinzidenz im Raum oder in der Zeit aus irgendwelchen Ursachen unvollständig ist oder sogar fehlt.

SCHNEIDER (1939) hat das Problem als solches bereits erkannt: „Raumwiderstand ist derjenige Hemmungsfaktor" (an anderer Stelle wird von „Dämpfungsfaktor" gesprochen), „welcher eine Parasitenpopulation daran hindert, den gesamten in Frage stehenden, mit Wirten besetzten Raum während der Einwirkungszeit in ihren Wahrnehmungs- und Wirkungsbereich einzubeziehen..." (S. 15). Er zeichnet damit gleichsam das Negativ; ich ziehe die positive Definition vor. Wieweit TARWID (1938) auf das (im Referat der Arbeit angedeutete) Koinzidenzproblem eingeht, habe ich nicht feststellen können, da mir das Original nicht vorgelegen hat.

Bevor also das Spiel Wirt — Parasit nach seiner arithmetischen Seite hin verfolgt werden kann, muß gewissermaßen erst seine geometrische Komponente geklärt sein; besser gesagt: seine räumlichen und zeitlichen Voraussetzungen. Aufgabe der vorliegenden Arbeit soll sein, diese Voraussetzungen an Hand des bisher veröffentlichten Tatsachenmaterials zu prüfen.

Es ist also beabsichtigt, ein ganz bestimmtes gradologisches Teilproblem (das Verhältnis von Wirt und Gegenspieler [Parasit oder Räuber]) von einem ganz bestimmten Punkt aus zu beleuchten. Die mit einer solchen Einseitigkeit verbundene Beschränktheit des Blickwinkels wird bewußt in Kauf genommen. Ohne derartige Einzelanalysen läßt sich das Problem des Massenwechsels der Insekten nicht klären; es bedarf noch mancher Untersuchungen dieser Art, ehe wir auch nur von fern an eine Synthese denken können, die über den Rahmen einer flüchtigen Umrißzeichnung hinausgeht. Man muß sich nur davor hüten, den schmalen Blickwinkel mit einem Panorama zu verwechseln. Ich

maße mir jedenfalls nicht an, mit der Darstellung des Koinzidenzproblems eine neue Theorie zur Erklärung des Massenwechsels der Schadinsekten oder auch nur — was hier im Vordergrund steht — ihrer Gegenspieler geben zu können. Wieweit man überhaupt die Koinzidenz als „gradologischen Faktor" bezeichnen will, ist Geschmackssache: ich würde höchstens von einem „raumzeitlichen Beziehungsgefüge zwischen den Gradocoenkomponenten" sprechen. Methodisch gesehen handelt es sich hier um ein rein schematisches Ordnungsprinzip, dem eine Reihe von bekannten, aber noch nicht im Zusammenhang betrachteten Tatsachen unterstellt wird, und das die bisher geäußerten Gedanken über gradologische Probleme nach einer bestimmten Seite hin ergänzen soll.

Die vorgenommene Schematisierung mag zuweilen gewaltsam anmuten. Ich nehme den Vorwurf auf mich, da die Zusammenhänge wohl nur auf diese Weise deutlich zu erkennen sind.

Die Schwierigkeit der Abstraktion ist um so größer, als das Koinzidenzproblem ausschließlich durch Freilandbeobachtungen zu erfassen ist, so daß andere, von außen her auf das System Wirt — Gegenspieler einwirkende Faktoren nicht, wie im Experiment, technisch, sondern höchstens gedanklich eliminiert werden können.

Neben einer kleinen Zahl eigener Beobachtungen (der Krieg vereitelte die Durchführung der geplanten systematischen Untersuchungen) entnehme ich das Erfahrungsmaterial — erklärlicherweise — größtenteils dem mir am nächsten liegenden Arbeitsgebiet der Forstentomologie. Ich muß mich damit begnügen, in jedem Falle nur ein charakteristisches Beispiel oder deren wenige anzuführen. Eine vollständige Heranziehung der Literatur ist infolge der Beschränktheit des mir zugänglichen Schrifttums nicht möglich, würde die Darstellung aber sowieso nur mit zu vielen Einzelheiten belasten.

II. Definition

K o i n z i d e n z ist das Zusammentreffen der zwei Komponenten eines einfachen gradologischen Bezugssystems — hier insbesondere von Wirt (W) und Gegenspieler (G) — in Raum und Zeit, wobei W und G relative Begriffe sind, da jeder Parasit oder Räuber wiederum einem anderen Parasiten oder Räuber als Wirt dienen kann. Der Begriff „Wirt" ist, wie man sieht, weit gefaßt und umschließt auch das Beutetier eines Räubers.

Im einzelnen gilt:

1. I n d i v i d u e l l e K o i n z i d e n z : das Zusammentreffen je eines W- und G-Individuums.

   Möglichkeiten:

   a) positive Koinzidenz (G trifft W),

   b) negative Koinzidenz (G trifft W nicht).

„Negativ" ist hier natürlich nicht im Sinne der Mathematik, sondern in seiner ursprünglichen, bloß verneinenden Wortbedeutung gemeint.

2. Populations-Koinzidenz: das Zusammentreffen je einer bestimmten, quantitativ auszählbaren Population von W und G. Möglichkeiten:
   a) totale Koinzidenz: alle Individuen der G-Population können grundsätzlich alle Individuen der W-Population treffen,
   b) partielle Koinzidenz: nur ein Teil der G-Population trifft auf nur einen Teil der W-Population,
   c) negative Koinzidenz: die G-Population trifft die W-Population überhaupt nicht.

Die Populations-Koinzidenz ist nichts anderes als die statistische Wahrscheinlichkeit, mit der innerhalb der beteiligten Populationen der Fall 1a — positive individuelle Koinzidenz — eintritt. Eine Berechnung des Kräftespiels W — G ist entweder nur im Falle 2a möglich (der wohl höchst selten in größeren Raumeinheiten verwirklicht ist) oder dann, wenn im Falle 2b die genannte statistische Wahrscheinlichkeit, also der prozentuale Anteil der einander tatsächlich treffenden Individuen beider Populationen, bekannt ist. Wieweit es einmal möglich sein wird, diese Werte im Einzelfall zu fassen, muß dahingestellt bleiben. Zunächst erscheint mir jedenfalls weniger eine abstrakt-mathematische als eine räumlich- und zeitlich-anschauliche Darstellung des Koinzidenzproblems am Platze.

Die Populations-Koinzidenz ergibt sich aus der räumlichen Verteilung (Dispersion) oder dem zeitlichen Auftreten (Apparenz) der beteiligten Arten. Sie ist größer oder kleiner, je mehr oder weniger deren Dispersionsräume oder Apparenzen einander decken. Diese beiden Momente müssen also jeweils zuerst untersucht werden.

Es werden ferner unterschieden:

Statik: Zustand der Dispersion und Größe der Koinzidenz in einem bestimmten Querschnitt durch die Zeit bzw. Lage und Ausdehnung der Apparenz und Koinzidenz in der Zeitkoordinate selbst;

Dynamik: die das Dispersionsbild bedingenden bzw. die für das Eintreten der „effektiven Koinzidenz" (Infektion des Wirts durch den Parasiten, Ergreifen der Beute durch den Räuber) notwendigen räumlichen Bewegungsvorgänge sowie alle zeitlichen Veränderungen der unter „Statik" beschriebenen Zustände und Größen.

III. Dispersion und Koinzidenz im Raum

A. Dispersionstypen und Ursachen ihrer Entstehung

Die Dispersion einer Art in dem von ihr besiedelten Lebensraum soll, wie gesagt, als Voraussetzung für die Koinzidenz mit einer anderen Art betrachtet werden. Genau genommen ist aber schon die Dispersion eine Folge verschiedener Ursachen, nicht zuletzt sogar eine Koinzidenzfolge: bei einem phytophagen Insekt die Folge der Koinzidenz mit der Wirtspflanze, bei einem entomophagen derjenigen mit seinen verschiedenen Wirten. Die Dispersion der Wirtspflanze der Phytophagen ist wiederum

das Ergebnis der Koinzidenz mit zusagendem Standort und geeignetem Klima: man findet auf jeder Stufe, die man betritt, noch eine ihr vorgelagerte.

Es ist also ein sehr willkürliches Unterfangen, die Dispersion eines Insekts in einem bestimmten Augenblick als Ausgangspunkt zu setzen, ja überhaupt als etwas Festliegendes (Statik!) zu beschreiben; es ist zu verantworten, wenn man sich dessen bewußt bleibt, daß diese Betrachtungsweise nur der Ausdruck unserer Unfähigkeit ist, ein sich in der Zeit abspielendes Geschehen als Ganzes zu überblicken.

1. Statik

a) Horizontale Dispersion

Man kann folgende Typen der Dispersion einer Spezies innerhalb eines Biotops aufstellen:

1. Kontinuierlich: gleichmäßige Verteilung, zusammenhängend.
2. Semikontinuierlich: ungleichmäßige Verteilung, Räume stärkerer Siedlungsdichte werden durch solche geringerer Dichte verbunden.
3. Diskontinuierlich (insular): ungleichmäßige Verteilung, Räume beliebig hoher Bevölkerungsdichte (Inseln) werden durch unbesiedelte Räume voneinander getrennt.

Wirt wie Gegenspieler können nach einem dieser drei Typen im Raum verteilt sein. Dadurch ergibt sich eine Reihe von Kombinationsmöglichkeiten, die später unter dem Stichwort „Statik der Koinzidenz" besprochen werden.

An sich ist (auf das Individuum bezogen) die Dispersion immer diskontinuierlich. Auch gibt es kein absolutes Maß für die Kontinuität; die Entscheidung darüber ist immer mehr oder weniger subjektiv und kann sich noch am ehesten beziehen

auf eine kleinere räumliche Einheit (z. B. den Trieb eines Baumes; man würde dann von einer kontinuierlichen Dispersion sprechen, wenn jeder Trieb von einer oder mehreren Raupen od. dgl. besetzt wäre). Auch diese Entscheidung ist noch in gewissem Maße willkürlich;

auf den Gegenspieler, und zwar unter Berücksichtigung seines Aktionsradius. Diese Relativierung kann von Vorteil sein, da das gleiche Dispersionsbild z. B. der Eiablage eines Schmetterlings für einen wenig fluglustigen Eiparasiten etwas ganz anderes bedeutet als für eine sehr viel beweglichere Raubwanze.

Infolgedessen bestehen zwischen den genannten Dispersionstypen Übergänge, auch ist unter Umständen ein und derselbe Dispersionszustand gegenüber verschiedenen Gegenspielern unterschiedlich zu bewerten.

Die Schwierigkeiten wachsen erst recht, wenn man versuchen will, den Dispersionszustand quantitativ auszudrücken. Ich möchte dieses Problem jedoch zurückstellen und nur auf eines hinweisen: es ist

im vorliegenden Zusammenhange sinnlos, etwa von einer Populationsdichte von 0,1 Kiefernspannerpuppen je Quadratmeter zu sprechen. Das mag für einen praktischen Zweck, also die Überwachung von Insekten zur Prognose ihres Schadauftretens, zulässig sein, da hierbei nur die Oszillationen von Durchschnittswerten im Laufe der Zeit interessieren. Auch bei einer großflächigen Bestandsaufnahme (etwa der Bevölkerungsdichte eines Schädlings im gegebenen Zeitpunkt über ein größeres Areal hin) mag dieses Vorgehen noch gerechtfertigt sein. Auf kleineren Flächen entspricht eine solche Angabe aber keineswegs mehr der Wirklichkeit. Ganz zu schweigen davon, daß es keine Zehntelpuppen gibt und man lieber nur mit ganzen Individuen rechnen sollte, würde auch eine Multiplikation mit 10 oder 100 noch keine Besserung ergeben: 0,1 Spannerpuppen je Quadratmeter sind 10 Spannerpuppen je Ar. Es ist aber ein großer Unterschied, ob diese 10 Spannerpuppen über das Ar gleichmäßig verteilt sind, so daß auf je 10 qm eine Puppe kommt, oder ob sie auf einem einzigen Quadratmeter liegen und die übrigen 99 unbesiedelt sind.

Ich verzichte also auf jeden Versuch einer quantitativen Darstellung und begnüge mich bei dieser grundsätzlichen Erörterung mit einer allgemeinen Definition der Dispersionstypen nach dem oben aufgestellten Schema.

Es sollen zunächst, als Grundlage der weiteren Betrachtung, die Dispersionszustände einiger zu Massenvermehrungen neigender und in ihrem gradologischen Verhalten schon ziemlich genau untersuchter Forstschädlinge skizziert werden. Dieses Bemühen wird dadurch erleichtert, daß der Lebensraum dieser Insekten wenigstens hinsichtlich der Verbreitung ihrer Nahrungspflanzen auf größeren Flächen ziemlich einheitlich ist, so daß Störungen der Kontinuität, die durch andere Ursachen als ungleichmäßige Dispersion der Nahrung bewirkt werden, besser zutage treten. Weiterhin wird — an Hand eines sehr viel spärlicheren Materials — versucht, einige Aussagen über die Dispersion der Gegenspieler dieser Schädlinge (Parasiten und Räuber) zu leisten.

Es ist allgemein beobachtet worden, daß die Bevölkerungsdichte der Schädlinge selbst auf dem Höhepunkt ihrer Massenvermehrung weder im großen noch im kleinen Maßstabe, d. h. also weder von Bestand zu Bestand noch von Baum zu Baum, gleichmäßig hoch ist.

Die meisten Literaturangaben beziehen sich auf den größeren Maßstab. Zahlreiche Berichte über das Massenauftreten von Forstschädlingen (Forleule, Kiefernspanner, Nonne, Kiefernspinner, Blattwespen), deren Aufzählung ich mir erspare, weisen auf das Vorhandensein ausgesprochener „Fraßzentren" oder „Fraßherde" hin, zwischen denen Flächen geringeren Befalls liegen. Quantitative Angaben finden sich selten; das Beste dieser Art sind wohl die Befallskarten in der von WELLENSTEIN (1942) herausgegebenen Nonnen-Monographie.

Der Maßstab dieser Ungleichförmigkeit läßt sich aber bis auf die letzte Einheit des Biotops stufenweise verkleinern (WELLENSTEIN 1942, S. 217). Nicht nur von Baum zu Baum kann die Bevölkerungsdichte beträchtliche Unterschiede aufweisen (SUBKLEW 1937, S. 23; MORS 1942 c, S. 200; THALENHORST 1942, S. 386; HÄRDTL 1944, S. 205), selbst innerhalb einer einzigen Krone ist auch bei Massenbefall z. B. die Verteilung der Eier weitgehend differenziert

(ENGEL 1942, S. 133). Als Beispiele für die ungleichmäßige Verteilung von Überwinterungsstadien zitiere ich MEYER (1931, S. 12 ff.), ENGEL (1939, S. 60 f.), HOUTERMANS (1939), THALENHORST (1941 a, S. 210 ff.) und NIKLAS (1944, S. 233).

Man ersieht aus diesen Beispielen, wie mühevoll es ist, ein wirklich treffendes Bild über die Dispersion eines Insekts zu gewinnen. Man wird bei speziellen Arbeiten in dieser Richtung das Untersuchungsgebiet stufenweise in kleinere Flächen mit einigermaßen einheitlichen Verhältnissen auflösen und innerhalb der kleinsten Einheiten eine Art „Linientaxierung" vornehmen müssen. Wie man dann die Flächen im einzelnen abgrenzt, muß von Fall zu Fall entschieden werden. Dieses Vorgehen ist überhaupt nur während der Massenvermehrung des Untersuchungsobjekts mit Aussicht auf Erfolg anwendbar, da die Bevölkerungsdichte in diesem Fall wohl überall hoch genug ist, um ein ausreichendes Zahlenmaterial anfallen zu lassen.

Nach der auf S. 7 gegebenen Definition muß man also die Dispersion eines Insekts auch im Kulminationspunkt seiner Massenvermehrung immer noch als semikontinuierlich ansprechen. Das mag befremden, da in diesem Falle selbst ein wenig beweglicher Parasit oder Räuber auch an Orten der geringsten Bevölkerungsdichte seines Wirts- oder Beutetieres wenigstens theoretisch unter allen Umständen die benötigte Zahl von Opfern erreichen kann und die Orte höherer Dichte am ehesten als „Überschußgebiete" erscheinen. Die spätere Diskussion der Koinzidenzverhältnisse wird jedoch ergeben, daß die hier vertretene Anschauung das deutlichere Bild ergibt.

Es liegt nahe zu vermuten, daß diese Ungleichmäßigkeit der Bevölkerungsdichte eines Schädlings noch während der Kulmination seiner Massenvermehrung die Folge einer früheren semikontinuierlichen, vielleicht sogar diskontinuierlichen oder „insularen" Dispersion ist. Dieser letzte Ausdruck erinnert an den von WOLFF und KRAUSSE (1922) geprägten Vergleich des räumlich-zeitlichen Verlaufs der Massenvermehrung eines Insekts mit dem Aufsteigen einer in der Höhe gegliederten Landschaft aus dem Meer (ich veranschauliche ihn in Abb. 1). Es ist hier noch nicht der Ort, auf die in diesem Bilde schon zum Ausdruck kommende Dispersionsdynamik einzugehen; deren Untersuchung setzt aber doch schon die Kenntnis des Dispersionszustandes in den verschiedenen, besonders in den frühesten Phasen der Massenvermehrung voraus. Und hier können wir — leider — nur unsere Unwissenheit bekennen.

Auf diese *terra incognita* der Gradologie und die fundamentale Notwendigkeit ihrer Erforschung ist mehrfach (unter anderen von FRIEDERICHS 1932) hingewiesen worden. Leider werden nun einmal genaue Bestandsaufnahmen während der Latenz der Gradation durch die geringe Bevölkerungsdichte des Untersuchungsobjekts erschwert oder gar vereitelt. Trotzdem können wir auf solche Analysen nicht verzichten; man kann sich ja schließlich zunächst an solche Insekten halten, deren Lebensraum überall vom Boden aus erreichbar ist, so daß man nicht gerade 10 Probestämme zu fällen braucht, um überhaupt einmal eine Raupe zu finden.

Es läßt sich also vorläufig nur aussagen, daß der Dispersionszustand der Insekten außerhalb ihrer Massenvermehrungen aller Wahrscheinlichkeit nach insular ist. Über Größe, Abstand und Bevölkerungs-

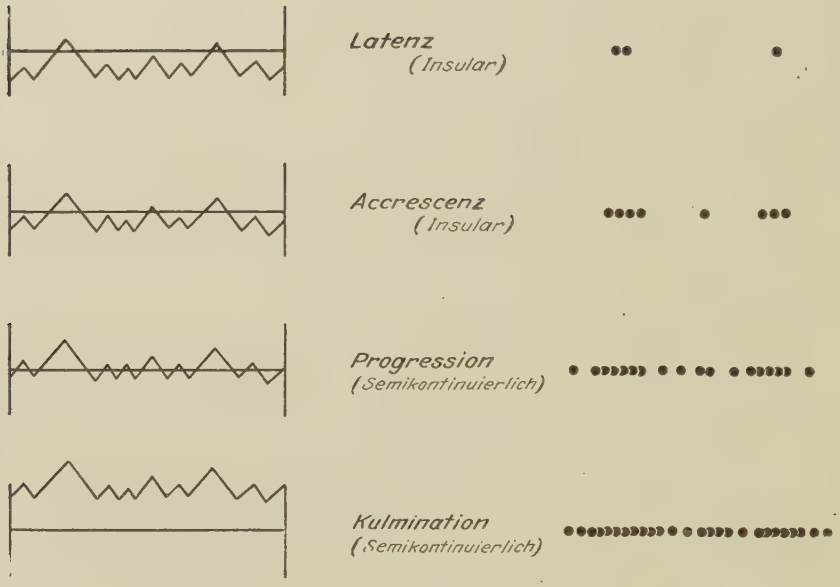

Abb. 1. Links: Raumzeitbild einer Gradation, verglichen mit dem Aufsteigen einer in der Höhe gegliederten Landschaft aus dem Meer (WOLFF und KRAUSSE 1922). Rechts: entsprechende Bevölkerungsverteilung auf einem Querschnitt durch den Gradationsraum. Definition des Gradationsstandes nach SCHWERDTFEGER (1944, S. 268)

dichte der „Inseln" liegen, soweit mir bekannt ist, keinerlei Einzeluntersuchungen vor. Auch die von FRIEDERICHS (1932) mitgeteilten Untersuchungsergebnisse lassen sich, so aufschlußreich sie sind, nicht im gewünschten Sinne auswerten. Dieses Problem wird jedoch bei der Erörterung der Dispersionsdynamik (S. 17 ff.) noch einmal aufgegriffen werden müssen.

Eine semikontinuierliche Dispersion ist — ich muß vorwegnehmen — nicht zuletzt (wenn auch nicht allein) Folge geringer Beweglichkeit. Im Gegensatz zu den phytophagen Forstinsekten, die sich durch hohe Ortsstetigkeit auch der Imagines (besonders der ♀♀) auszeichnen, sind die Parasiten und Räuber (relativ je nach Größe) in der Regel recht beweglich. Es wäre allerdings ein Irrtum anzunehmen, daß die (zur Beutesuche notwendige) Wander- und Fluglust dieser Tiere immer in einer sehr gleichmäßigen Verteilung resultieren würde. Leider liegen bisher nur spärliche Beobachtungen über die Dispersion von Parasiten und Räubern vor.

SUBKLEW (1937, S. 45) macht darauf aufmerksam, daß sich der Flug des Kiefernspannerparasiten *Ichneumon nigritarius* Grav. „über den mit Heidelbeeren bestandenen Stellen ballte". SCHWERDTFEGER (mündliche Mitteilung) fand *Ernestia rudis* Fall. besonders häufig an sonnigen Plätzen. Über die lokale Verbreitung — allerdings in größerem Maßstabe — der Nonnentachine *Parasetigena segregata* Rond. machen VON FINCK (1942, S. 302 ff.) und NIKLAS (1942 a, S. 332 ff.) einige Angaben. Sie sind jedoch im vorliegenden Zusammenhange kaum auswertbar, da das Dispersionsproblem in den genannten, der Lösung anderer Aufgaben gewidmeten Arbeiten höchstens am Rande ge-

streift wurde. Auch beziehen sich die beobachteten Unterschiede der Bevölkerungsdichte auf mehr oder weniger weit voneinander entfernte Kontrollpunkte, so daß kein zusammenhängendes Bild entsteht.

Immerhin geht hervor, daß auch verhältnismäßig freizügige Insekten wie die genannten Parasiten keineswegs gleichmäßig im Bestande verteilt sind.

b) Vertikale Dispersion

Die vertikale Dispersion der Insekten steht in engstem Zusammenhange mit der vertikalen Gliederung des Biotops; die Betrachtung der einen kann nicht von der der anderen getrennt werden. Jeder Biotop zerfällt in bestimmte Schichten oder „Biorophen“ [1]), deren Zahl verschieden sein kann. In einem Altholzbestand könnte man z. B. folgende Biorophen unterscheiden (vgl. auch ESCHERICH 1942, S. 439, Abb. 435):

Luftraum über dem Walde,
Kronen der Altholzstämme,
Stämme } mehr oder weniger in gleicher Höhe,
Unterholz, Sträucher }
Bodenvegetation (im engeren Sinne),
Bodenstreu,
Mineralboden.

Ein Bewohner des Biotops kann sein [2]):

monoroph: er kommt nur in einer einzigen Schicht vor (Beispiel: Eichenwickler; alle Stadien im Kronenraum);

pleroroph: er kommt zugleich in mehreren Schichten vor (Beispiel: zahlreiche Räuber, die in allen Schichten von der Bodenvegetation bis zur Krone heimisch sind);

allaxoroph: er kommt, je nach Entwicklungsstadium, in verschiedenen Schichten vor (Beispiel: Maikäfer; Engerling im Mineralboden, Imago in der Krone von Laubhölzern, zur Eiablage wieder im Erdboden).

Die Forstschädlinge sind vielfach allaxoroph; ihre Entwicklungsstadien laufen in verschiedenen Schichten ab.

Verpuppung in der Bodenstreu, Schwärmen der Imagines im gesamten Luftraum des Bestandes, Eiablage und Raupenfraß in der Krone (Forleule, Kiefernspanner); Eiablage am Stamm, besonders an dessen unterem Teil, Fraß in der Krone, Verpuppung ebenda oder an Ästen und am Stamm (Nonne).

Auch Parasiten können allaxoroph sein.

Ichneumon nigritarius Grav. durchläuft seine Präimaginalentwicklung in der Wirtspuppe gewöhnlich in den Bodenschichten; bei den Imagines kann man

---

[1]) *βίος* = Leben; *ὀροφή* = Stockwerk. Ich verdanke den Hinweis auf das zweite Wort meinem früheren Lehrer Dr. H. SCHAAL, Bremen. Obwohl sich für diese Schichten schon der *terminus technicus* „Strata“ (lat.) eingebürgert hat (TISCHLER 1943, S. 3), glaube ich trotzdem — zuliebe der Einheitlichkeit der sonst durchweg dem Griechischen entnommenen ökologischen Fachausdrücke —, dieses neue Wort und seine späteren Ableitungen prägen zu dürfen.

[2]) *μόνος* = allein; *πλῆθοι* = mehrere; *ἀλλάττω* = ich wechsele.

noch zwischen Ernährungs- und Brutschicht unterscheiden: ich habe die Wespen gelegentlich an stark mit Honigtau bedeckten unterständigen Buchen schwärmen sehen; die eigentliche Brutschicht ist wieder die Streu (THALENHORST 1939).

Räuber können in ihrem gesamten Lebenszyklus ebenfalls allaxoroph sein (z. B. Cicindeliden), die Imagines — besonders die flugfähigen — sind wohl in zahlreichen Fällen pleroroph.

Es wäre nicht schwer, hierzu eine Reihe von Beispielen aufzuführen; ich verzichte darauf. An systematischen Untersuchungen in dieser Richtung mangelt es freilich.

Auch innerhalb einer einzigen Biorophe kann die vertikale Dispersion noch unterschiedlich sein.

Über die vertikale Verteilung der Eiablage des Kiefernspanners äußert sich ENGEL (1939, S. 53). Zumindest k ö n n e n Unterschiede vorkommen. FISCHER (1941, S. 254) gibt an, daß sich die Falter von *Evetria buoliana* Schiff. vorwiegend im oberen Drittel des Baumprofiles aufhalten. MORS (1942 c, S. 187, Abb. 75) zeigt ein instruktives Bild über die Höhenverteilung des Nonnen-Falterfluges.

c) Die Ursachen der Diskontinuität

Die nachfolgende Zusammenstellung erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit, dürfte aber wohl das Wesentliche enthalten.

a') Historisch

Jedes Dispersionsbild ist, wie bereits auf S. 9 erwähnt, im Grunde historisch bedingt. D. h.: zeitlich gesehen ist es der Querschnitt durch eine aus der Vergangenheit in die Zukunft laufende Entwicklung, kausal gesehen das Ergebnis des bis zur Gegenwart abgelaufenen Teils dieser Entwicklung. So ist z. B. das Dispersionsbild eines Insekts im ersten Jahre der Latenzzeit die Folge der Ereignisse, die das Zusammenbrechen der Massenvermehrung im Jahre davor bewirkt haben. Darüber hinaus verlangt die Gebundenheit des Kausalnexus an die Zeit, daß jede ursächliche Betrachtung gleichzeitig historisch ist. Das Ursachenproblem würde also, genau genommen, in das Kapitel „Dispersionsdynamik" gehören, soll aber schon hier behandelt werden, da die Erklärung der vorstehend geschilderten Verhältnisse nicht aufgeschoben werden darf.

b') Biologisch

Einzelne — auch freilebende — Arten zeichnen sich wenigstens zeitweise durch einen ausgesprochenen Geselligkeitstrieb aus, der auch im Laufe einer Massenvermehrung den Zustand der insularen Dispersion sehr lange aufrecht erhält.

Beispiel: *Diprion pini* L. (ESCHERICH 1942, S. 108). Es wäre gerade an diesem Objekt aussichtsreich zu untersuchen, wieweit sich die Neigung der Afterraupen zur Geselligkeit, besonders im Vergleich zu solitär lebenden verwandten Arten der Gattung, auf die Koinzidenz mit seinen Gegenspielern und infolgedessen auf den Verlauf seiner Massenvermehrung auswirkt.

In diesen Zusammenhang gehören auch — als Extremfälle — die staatenbildenden Insekten (in der Waldbiozönose im wesentlichen die Ameisen), deren Dispersion auch unter Berücksichtigung ihres Wegenetzes als ausgesprochen insular bezeichnet werden muß.

c') Ökologisch

a") Nahrung. Die Dispersion jedes Tieres ist von der seiner Nahrung abhängig. Die Nahrung der als Primärschädlinge auftretenden phytophagen Forstinsekten (*sensu stricto*) kann wenigstens in Reinbeständen grundsätzlich als kontinuierlich verteilt angesehen werden, obwohl auch hier die unterschiedliche Kronengröße (Volumen, Entwicklungszustand) eine deutliche Differenzierung der Siedlungsdichte ihrer Bewohner zur Folge haben kann (Subklew 1939, S. 23; Thalenhorst 1942, S. 387). Die sekundären Forstinsekten finden ihre Nahrung auch in Reinbeständen gewöhnlich nur zerstreut, also in insularer Dispersion vor. Erst recht können sich Diskontinuitäten im Mischwald ergeben, besonders dann, wenn die Holzarten und damit die an ihnen lebenden Insektenarten horstweise im Bestand verteilt sind. Entsprechendes gilt für die phytophagen Bewohner der Bodenvegetation, und zwar um so mehr, je wählerischer sie in ihren Nahrungsansprüchen (polyphag, oligophag, monophag) sind. Die Bodenvegetation ist ja selbst nur selten auf größeren Flächen kontinuierlich, sondern besteht vielfach aus kleineren oder größeren, einander mehr oder weniger durchdringenden, in sich aber einheitlichen Komplexen verschiedener Pflanzenarten.

Die Entomophagen sind wiederum an das Vorkommen ihrer Opfer gebunden. Auch ihre Verteilung wird weitgehend durch größere oder geringere Spezialisierung auf bestimmte W-Arten beeinflußt.

Man kann also, im Hinblick auf die Nahrung als Regulator der Dispersion, diejenige

der Nahrungspflanzen als primär,
der Phytophagen als sekundär,
der Entomophagen als tertiär

ansehen. Wer will, kann noch weiter zurückgehen und selbst die Verteilung der Pflanzen als sekundär (durch Boden und Klima bedingt) ansprechen; im Zusammenhange dieser Arbeit erscheint es jedoch berechtigt, sie als primär zu setzen.

b") Kleinklima. Es ist seit langem bekannt, daß die Orte stärksten Auftretens einer Insektenart durch besonders günstiges Kleinklima ausgezeichnet sind (Beispiel einer eingehenden Untersuchung: F. Eckstein 1923). Freilich beziehen sich diese Beobachtungen schon auf die Folge eines Ursachenkomplexes, der nicht nur die unmittelbaren Beziehungen zwischen Kleinklima und Insekt, sondern auch die mittelbaren, über Nahrung, Eignung des Winterlagers und Gegenspieler laufenden, umschließt. Zunächst sind aber die unmittelbaren Beziehungen zu isolieren; als Beispiel wähle ich die Temperatur.

Jedes Insekt ist bestrebt, bei vorhandenem Temperaturgefälle (*ceteris paribus*) den Ort aufzusuchen, der die ihm angenehmste Temperatur aufweist. Dieses Verhalten wird bekanntlich in der Temperatur-

orgel experimentell benutzt, um das „psychologische" Temperaturoptimum einer Insektenart zu bestimmen [1]).

Man kann einen Biotop in gewissem Sinne als „dreidimensionale Temperaturorgel" auffassen: es sind in ihm so gut wie immer Temperaturunterschiede vorhanden, die die Insekten im Rahmen ihrer Beweglichkeit veranlassen, sich möglichst in „Optimalräumen" aufzuhalten.

Optimalraum ist derjenige Raum innerhalb eines Biotops, in dem (allgemein gesprochen) das psychologische Klimaoptimum einer bestimmten Insektenart oder doch wenigstens das jeweils dem absoluten Optimum am nächsten kommende Klima verwirklicht („verräumlicht") ist. Als Beispiel nenne ich das Verhalten des Buchdruckers (*Ips typographus* L.), der sich als brutbereiter Käfer sehr deutlich in solchen Optimalräumen konzentriert (THALENHORST 1948), die Vorliebe gewisser Blattwespen (z. B. von *Diprion pini* L.) für Bestandsränder und -lücken (ESCHERICH 1942, S. 109) und die wenigstens zum Teil kleinklimatisch bedingte Bevorzugung bestimmter Formationen der Bodendecke durch die in ihr überwinternden Insekten (siehe S. 9). Unterschiedliche Temperaturansprüche ökologisch verwandter Arten können sich bei vorhandenem Temperaturgefälle des Biotops in einer mehr oder weniger scharf ausgeprägten Trennung der Wohnräume äußern (Beispiel: Abb. 2; *amitinus* hat höhere Temperaturansprüche als *typographus*).

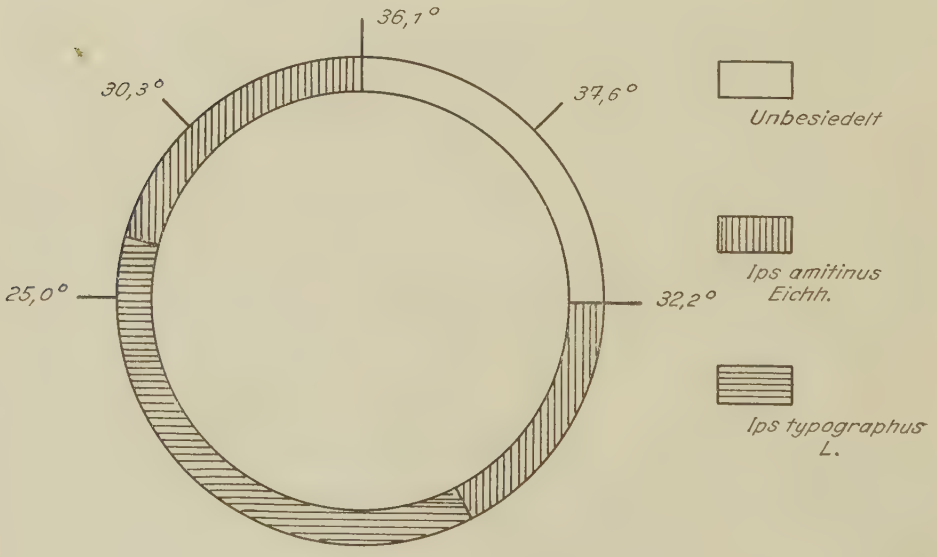

Abb. 2. Siedlungsbild von *Ips amitinus* Eichh. und *Ips typographus* L. im Querschnitt eines am Bestandsrande NE—SW liegenden Stammes. Links: NW-Seite, rechts: SE-Seite des Stammes. Die Rindentemperaturen (Höchstwerte an einem bestimmten Tage; Längsmitte des Stammes) sind mehrere Wochen nach der Besiedlung aufgenommen und daher nur relativ auswertbar. Die Werte sagen nichts über die Temperaturen während der Besiedlung aus

[1]) Ich grenze es gegen das „physiologische" Temperaturoptimum ab, das durch die physiologische Reaktion des Tieres (Entwicklungsgeschwindigkeit, Mortalität) bestimmt wird. Wieweit diese beiden Optima übereinstimmen, ist hier nebensächlich.

In Wirklichkeit gilt das vorstehend Gesagte natürlich nicht allein für die Temperatur; auch der Optimalraum ist eine Ganzheit, in der die Klimafaktoren miteinander gekoppelt sind.

Die Rolle des Windes darf nicht unterschätzt werden.

Ips typographus L. sammelt sich bei windigem Wetter gern z. B. in geschützten Lücken des Bestandsrandes (eigene Beobachtung). Unter den Parasiten von *Diprion pini* L. schienen die *Exenterus*-Arten die dem Winde ausgesetzte Kronenregion der Altkiefern zu meiden. Den ungeflügelten ♀♀ von *Pezomachus cursitans* F. ist der Wind natürlich gleichgültig, aber auch die Tachine *Sturmia inconspicua* Meig. schien ihm gegenüber weniger empfindlich zu sein (Thalenhorst 1942, S. 396 f.).

Die phytophagen Insekten und ihre Gegenspieler können voneinander verschiedene Ansprüche an das Kleinklima stellen und daher unterschiedliche Optimalräume besiedeln. Auf die Bedeutung dieser Tatsache für die Koinzidenz wird später eingegangen.

c″) Sonderansprüche. Ich verstehe darunter artgebundene Ansprüche an den engeren Biotop, die oft reizphysiologisch bedingt sind und vielfach in engem Zusammenhange mit dem Brutinstinkt stehen.

Die Nonnenweibchen bevorzugen stark beschuppte oder mit Flechten besetzte Bäume zur Eiablage (Mors 1942 b, S. 200). Auch *Ips typographus* besetzt grobschuppige Fichten stärker als glattrindige. Die Konzentration dieses Käfers auf einen vermutlich von Wunden ausgehenden Lockreiz (Thalenhorst 1948) kann wohl auch hier eingeordnet werden.

d″) Mechanische Hindernisse. Sie können es einem Insekt erschweren oder unmöglich machen, einen ihm sonst gemäßen Teil des Biotops entweder selbst zu erreichen oder seine Brut in ihm unterzubringen.

Für die semi- oder diskontinuierliche Dispersion der in der Bodendecke überwinternden Insekten ist — neben den kleinklimatischen Faktoren — auch die Dichte des Bewuchses von Bedeutung. Kiefernspannerraupen können z. B. in dichten Moosfilz nicht eindringen (Wolff, zitiert bei F. Eckstein 1923, S. 225). Der Borkenkäferparasit *Rhopalicus suspensus* (Ratz.) ist infolge der Kürze seines Legebohrers bei der Eiablage im wesentlichen auf dünnrindige Stämme oder Stammzonen beschränkt (Seitner 1924).

d) Die Gliederung des Biotops

Die Dispersion der Insekten steht, wie dem Vorhergehenden zu entnehmen ist, in einem gewissen Zusammenhange mit der Gliederung des Biotops. Es ist das Ziel der forstlichen Ökologie, auch die Lebensräume der Waldbewohner in ähnlicher Weise zu typisieren und zu gliedern, wie es der Limnologie (in Deutschland besonders Thienemann in mehreren Schriften) schon seit langem bei der Beschreibung der Binnengewässer als Lebenseinheiten vorbildlich gelungen ist. Ihr gegenüber ist die terrestrische Ökologie noch weit im Hintertreffen, gehemmt vor allem durch die fehlende Abgeschlossenheit, die größere Mannigfaltigkeit und die kompliziertere Feinstruktur der von ihr zu untersuchenden Biotope.

Am weitesten ist die Forstbotanik (letzte zusammenfassende Darstellung: Dengler 1944). Auf forstzoologischer Seite sind nur wenige Ansätze vorhanden: neben den von Schwerdtfeger (1944, S. 7) angeführten Literaturhinweisen nenne ich Sedlaczek (1915), Palmgren (1928) und Eidmann (1942 und 1943).

Die systematische Einteilung wird sich nicht nur — wie bisher zumeist geschehen — nach dem botanisch-waldbaulichen Bestandscharakter (Nahrungsfaktor) und der Anordnung der Vegetationsstufen (Biorophen) richten, sondern auch nach dem Kleinklima, wobei z. B. die besonnten Bestandsränder anders zu werten sind als das Waldinnere. Man wird zunächst — als Vorbereitung für eine spätere Synthese — bei jeder Einzeluntersuchung anstreben müssen, den innerhalb des Biotops von einer einzelnen Art allein oder bevorzugt besiedelten Raum abzugrenzen; man würde dann zu Darstellungen gelangen, wie sie in Abb. 3 und 4 skizziert sind.

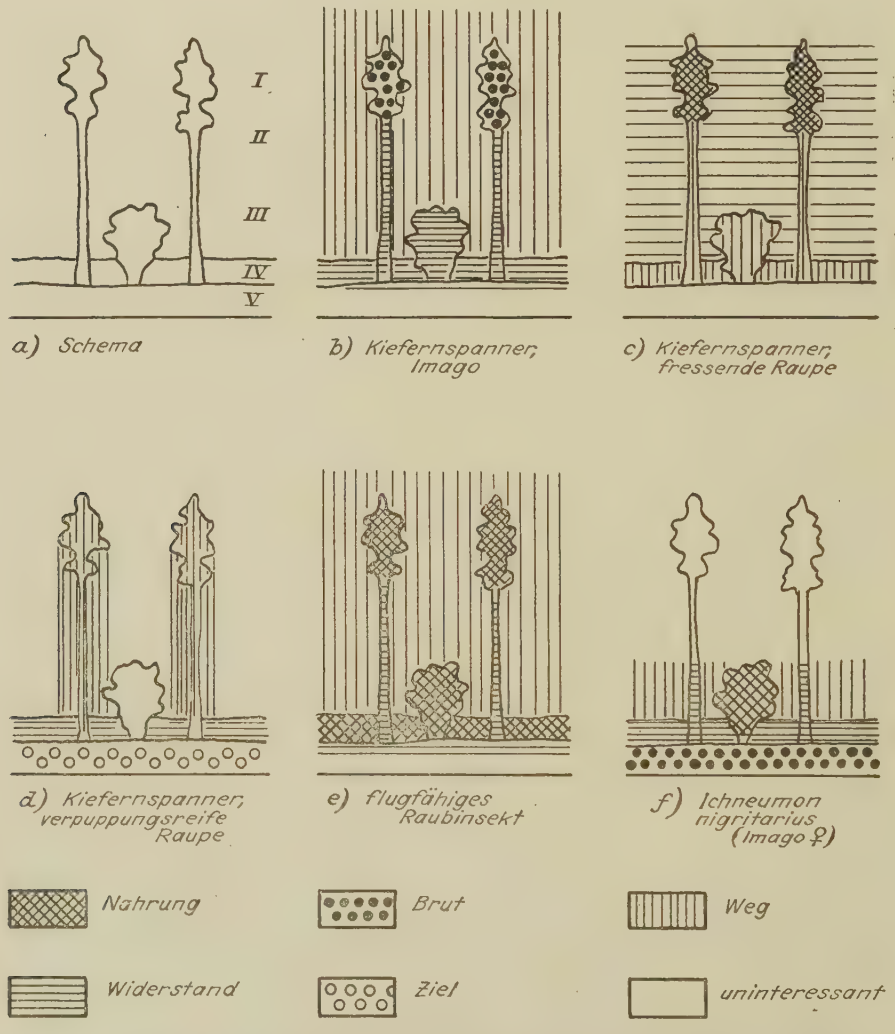

Abb. 3. a) Vertikalschnitt durch einen Kiefernbestand (Schema). I: Krone, II: Stämme, III: Sträucher und Blütenpflanzen, IV: Bodenvegetation, V: Streu. b)—f) Tönung des gleichen Biotops für b) Kiefernspanner-Imago, c) desgl. fressende Raupe, d) verpuppungsreife Raupe, e) ein flugfähiges Raubinsekt, f) *Ichneumon nigritarius* (Imago-♀)

Abb. 3 zeigt die vertikale Gliederung eines Kiefernwaldes, bezogen auf drei verschiedene, aber als Gegenspieler fungierende Insektenarten. Ich übernehme hier — sehr frei — den von v. Uexküll geprägten Begriff der „Tönung". Die Skizzen sollen zeigen, wie bestimmte Teilräume einen „Siedlungston", andere den „Weg-", „Ziel-" oder „Widerstandston" aufweisen oder „ohne Interesse" sind [1]). Der Siedlungston kann seinerseits in „Nahrungs-" und „Brutton" zerfallen. Abb. 4 stellt — nach einem von mir beobachteten Realfall — in weiten Umrissen die horizontale Gliederung eines an einen Kahlschlag grenzenden Fichten-Altholzbestandes dar. Hier bestimmte das Kleinklima den Siedlungsraum des Buchdruckers; der damalige „Optimalraum" war der Schauplatz eines Massenangriffs auf eine größere Zahl gesunder Stämme. Als weitere Beispiele dieser Art kann man die Bilder der Verteilung verschiedener Borkenkäferarten auf einem und demselben Stamm nennen (Escherich 1923, S. 518 und 558; Trägårdh 1927).

Weitere Betrachtungen hierüber, die zuletzt in den Arbeitsbereich der Tiergeographie führen würden, überschreiten den Rahmen meines eng umrissenen Themas.

2. Dynamik

a) Horizontal

Ich betrachte die Massenvermehrung eines Insekts nicht als einen arithmetischen, sondern als einen sich im Raum und in der Zeit abspielenden Vorgang. Die Entwicklung einer Gradation nach dem Zusammenbruch der vorangegangenen zeigt Parallelen mit der erstmaligen Besiedelung eines Lebensraumes durch eine neu auftretende (etwa eingeschleppte) Art; mit dem Unterschied jedoch, daß die eingeführte Art

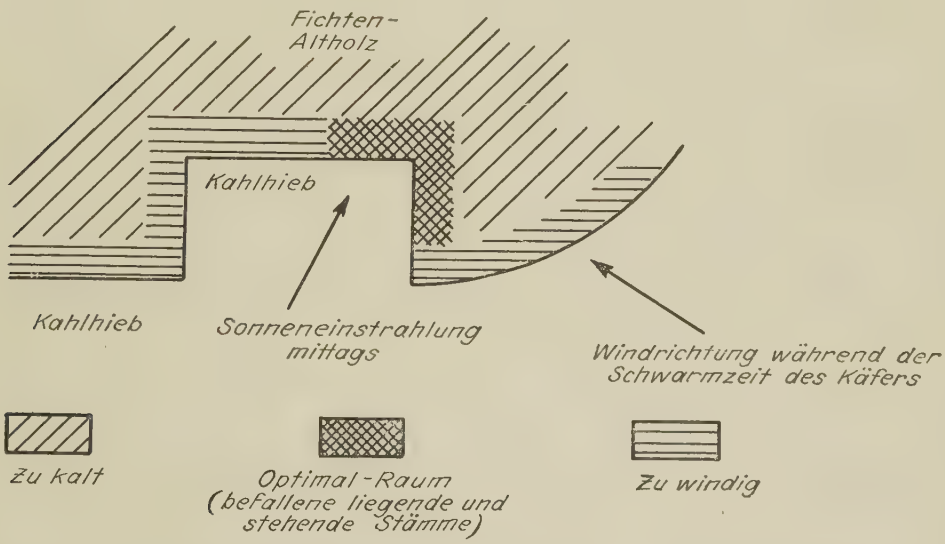

Abb. 4. Neubefall von *Ips typographus* L. in geschlagenem und gesundem Holz als Ausdruck des Optimalraumes. — Die Zeichnung gibt eine tatsächlich beobachtete Situation wieder (Forstamt Sieber, Distrikte 96/102; Frühjahr 1948). Außerhalb des Optimalraumes liegende Fangbäume wurden nicht befallen

[1]) Ob und wieweit diese „Tönungen" im Bereich eines Bewußtseins liegen, braucht hier nicht diskutiert zu werden.

gewöhnlich an einer einzigen Stelle Fuß faßt, die heimische nach dem Zusammenbruch ihrer letzten Massenvermehrung immerhin noch an zahlreichen Punkten, wenn auch vielleicht je nur in einzelnen Exemplaren, vorhanden ist.

Jede Art hat — wobei zunächst von der Gegenwirkung der biotischen und abiotischen Hemmungsfaktoren abstrahiert werden soll — das Bestreben, den von ihr in Anspruch genommenen Raum zu erweitern und auszufüllen. Dadurch zerlegt sich die Vermehrung in eine extensive und eine intensive Phase.

Extensive Phase: Erweiterung des Raumes bei gleich oder ungleich bleibender Bevölkerungsdichte (Transgression nach MARTINI 1931).

Intensive Phase: Erhöhung der Bevölkerungsdichte bei gleich bleibendem Raum (Klimax nach MARTINI 1931).

Wieweit diese beiden Phasen nacheinander oder gleichzeitig durchlaufen werden, und wann gegebenenfalls der Übergang zwischen beiden stattfindet, ist bisher nur an wenigen Objekten untersucht worden. Gesetzmäßigkeiten lassen sich überhaupt noch nicht erkennen.

Die Massenvermehrung des Buchdruckers (*Ips typographus* L.) beginnt z. B. mit der extensiven Phase, wenn eine kleine Population plötzlich eine größere Windwurffläche od. dgl. besiedeln kann. Die intensive Phase liegt dann vor, wenn eine stärkere Population auf eine zu geringe Zahl von liegenden Stämmen (z. B. Fangbäumen) angewiesen ist. Die Bevölkerungsdichte über und unter der Rinde erreicht dann einen Maximalwert, bei dessen Überschreiten wieder eine extensive Phase einsetzt, indem die „überzähligen" Käfer gesunde Stämme in der Nachbarschaft angreifen (THALENHORST 1948). Vorwiegend extensiv ist natürlich wenigstens im Anfang jede Neubesiedlung eines Lebensraumes, sind insbesondere Wanderungen, die durch eine Übersteigerung der intensiven Phase ausgelöst werden können (NICHOLSON 1933, S. 139; FRANZ 1939, VOÛTE 1946, S. 463).

Es liegt natürlich nahe, sich den Beginn der Massenvermehrung etwa eines forstlichen Großschädlings folgendermaßen vorzustellen: Den Zusammenbruch einer Gradation überleben hier und da einzelne Tiere. Sie bilden durch Vermehrung „Kleinstherde", die sich im Laufe einiger Generationen über den Biotop ausdehnen (extensive Phase). Mit ihrem Zusammenfließen setzt die intensive Phase, also die eigentliche Massenvermehrung ein (JANISCH 1942).

Ich präge den Ausdruck „Kleinstherd", um Mißverständnissen vorzubeugen. Der Kleinstherd ist durch das isolierte Auftreten eines Individuums oder seiner Nachkommenschaft gekennzeichnet. Im Gegensatz dazu würde sich der Ausdruck „Großherd" (vielleicht spricht man besser und unmißverständlich von „Kerngebieten", REBEL 1921) auf größere Räume beziehen, in denen sich eine Kalamität zuerst zeigt, und die irrtümlich als Urprungsherde der Massenvermehrung angesehen worden sind (Kritik: zuletzt SCHWERDTFEGER 1942, dort weitere Literatur). Was ich hier „Kleinstherd" nenne, bezeichnet SCHWERDTFEGER (o. c.) als „Fraßzentrum"; ich möchte den Wortteil „Herd" beibehalten, da er die Expansionsdynamik besser zum Ausdruck bringt.

Besonders gelagerte Fälle, in denen das Schadauftreten eines Insekts von permanenten Infektionsquellen ausgeht (z. B. FRIEDERICHS 1927, S. 397 f.), sollen unberücksichtigt bleiben.

Hier ist jedoch große Vorsicht vonnöten. Die eben gekennzeichnete Ansicht wird von SCHWERDTFEGER (1942) grundsätzlich abgelehnt und nur für bestimmte Arten (z. B. *Diprion pini* L.) gelten gelassen. Es scheint — bei kontinuierlich verteilter Nahrung — sehr schnell ein Ausgleich von Dispersionsunterschieden stattzufinden und die im Höhepunkt der Massenvermehrung auch im kleinen beobachtete Semikontinuität (S. 8) weniger historisch (also durch das ehemalige, vielleicht zufällige Vorhandensein von Kleinstherden) als ökologisch (vor allem wohl kleinklimatisch) bedingt zu sein.

Die Kontroverse JANISCH - SCHWERDTFEGER zeigt die Lücken unserer Kenntnis, denn selbst SCHWERDTFEGER kann sich nur auf eine Überschlagsrechnung an Hand von Puppensuchen (Durchschnittswerte!) und (mir gegenüber mündlich) auf gelegentliche Beobachtungen stützen.

Die gestellte Frage nach der Dispersionsdynamik der zu Massenvermehrungen neigenden Insekten (und zum Vergleich derjenigen, die n i c h t dazu neigen!) erfordert die Beantwortung zweier Vorfragen:

1. Wie ist — qualitativ und quantitativ — der Dispersionzustand eines Insekts nach dem Zusammenbruch seiner Massenvermehrung, also zu Beginn der „Neubesiedlung" des Biotops?
2. Wie groß ist der „Expansionsdruck" der Art?

Ad 1. Auf die Schwierigkeit solcher Untersuchungen wurde bereits hingewiesen (S. 9). Es liegen noch so gut wie keine Erfahrungen vor.

Ich habe nach dem Zusammenbruch einer Massenvermehrung von *Diprion pini* L. (durch praktisch 100prozent. Eiparasitierung) noch einmal, leider nur stichprobenweise, nach Kokons der Blattwespe gesucht und immerhin noch in jeder der drei untersuchten Proben (am Stammfuß) einige Kokons mit offenbar gesunden Eonymphen gefunden (THALENHORST 1942, S. 401 f.). Damit ist freilich noch nicht gesagt, daß aus allen diesen Eonymphen später Imagines hervorgegangen wären, da ihnen gerade nach dem Zusammenbruch der Kalamität eine hohe Zahl von Parasiten gegenüberstand (ibid.). Außerdem ist dieses Vorhandensein überliegender Exemplare, das zweifellos die schnelle Folge von Gradationen begünstigt (o. c., S. 406), ein Sonderfall. Über entsprechende Beobachtungen an anderen Objekten ist mir nichts bekannt.

Ad 2. Der arithmetisch gefaßte Begriff „Vermehrungspotenz" soll durch den räumlich-dynamischen Begriff „Expansionsdruck" ergänzt werden. Der Expansionsdruck (auf eine Generation bezogen) ist eine Funktion von:

Aktionsradius des Individuums,
Anzahl weiblicher Nachkommen.

Die Mortalität soll, solange nur der theoretische Expansionsdruck zur Diskussion steht, unberücksichtigt bleiben. Der tatsächliche Expansionsdruck kann natürlich nur empirisch von Fall zu Fall bestimmt werden.

Neben der Anzahl weiblicher Nachkommen, die für das gestellte Problem zunächst von sekundärem Interesse ist, gewinnt also der Aktionsradius des Individuums Bedeutung. Er ist selbst wieder eine Summe und setzt sich zusammen aus

dem Aktionsradius des Weibchens während der Eiablage,

es kann ein Unterschied sein, ob die Eier etwa an einem einzigen Langtrieb oder sehr zerstreut, einzeln abgelegt werden;

dem Aktionsradius der Larven,
sowohl während des Fraßes als auch beim Aufsuchen des Puppenlagers;
dem Aktionsradius des Weibchens vom Puppenlager bis zum Beginn der Eiablage.

Grundsätzlich ist der Aktionsradius wiederum eine Funktion der Beweglichkeit und der Lebensdauer (das gilt für alle Stadien). Seine Länge wird ferner beeinflußt je nachdem, ob die Expansion aktiv oder passiv, gerichtet oder ungerichtet ist. Ich gebe für jeden Fall einige charakteristische Beispiele. Die Kategorisierung ist oft gewaltsam, da in der Regel mehrere Momente zusammenwirken.

a) Aktive Expansion. Auf der Suche nach Nahrung bzw. Brutgelegenheit.

Gerichtet: als Folge von Reaktionen auf Sinnesreize.

Ansteuern von Bäumen durch auf den Boden herabgewehte Nonnenraupen mit Hilfe des Gesichts; einige Dekameter (HUNDERTMARK 1938; MORS 1942 b); gerichtetes Schwärmen des Buchdruckers im Temperaturgefälle bis in den „Optimalraum" (S. 14), dann Zielflug an Fangbäume u. dgl. auf Geruchsreiz hin (Radius dieses Reizes unbekannt).

Ungerichtet: geht vielfach einer gerichteten Suche voraus und in sie über, wenn der „Lockkreis" des gesuchten Objekts betreten ist.

Das bekannte Verhalten von Schlupfwespen bei ihrer Suche nach Wirtstieren (ESCHERICH 1942, S. 299 f.). (Ähnliches dürfte für bewegliche Räuber gelten.) Der Aktionsradius ist sehr unterschiedlich: der Schildlausschmarotzer *Prospaltella Berlesei* hatte sich im zweiten Jahr kilometerweit vom Aussaatherd verbreitet (BOLLE 1916); Parasiten von *Aporia crataegi* Hb. zeigten sich dagegen als stark ortsgebunden (STELLWAAG 1924). Bei denjenigen Angaben, die von rascher Ausbreitung berichten, sind freilich aktive und passive Expansion gewöhnlich nicht auseinandergehalten. HASE (1931) hat die Expansion einer Schlupfwespe (*Nasonia brevicornis* Wesm.) bei weitgehender Ausschaltung des passiven Moments in Freilandversuchen verfolgt und auf bis zu durchschnittlich 80 m festgestellt. Größere Exemplare (*Ichneumon* sp. u. a.) bewältigen oft in wenigen Minuten, kreuz und quer fußhoch über dem Waldboden fliegend, mehrere Dekameter (eigene Beobachtungen). Als Anhaltswert für den Aktionsradius von *Trichogramma evanescens* Westw. nennt WELLENSTEIN (1934, S. 164) nach einer Angabe von VOELKEL 11 m.

Die gerichtete Expansion kann unmittelbar zu Konzentrationen führen (z. B. *Ips typographus*, s. o.); die ungerichtete dann, wenn das gesuchte Objekt insular verteilt ist und sich die Suchenden, vom Zufall geleitet, allmählich auf dieser „Insel" einfinden und dort verbleiben (Beispiel: Raubwanzen, SUBKLEW 1939, S. 38). Bei kontinuierlicher Dispersion des Objekts dürfte jeder Expansionsmodus in größerer Zerstreuung, d. h. Annäherung an den kontinuierlichen Zustand resultieren.

Wanderungen großen Stiles über weite Entfernungen (Heuschrecken, Kohlweißlinge u. a.; FRAENKEL, zitiert bei NIKLAS 1942 a, S. 340) liegen an sich außerhalb des Themas. Sie sind vielfach, wie schon auf S. 18 angedeutet, Folge einer Übersteigerung der intensiven Vermehrungsphase. Massenwanderungen können jedoch auch über begrenzte Strecken stattfinden; Ursachen sind dann entweder eingetretener Mangel

an Nahrung (z. B. HEROLD 1920, S. 312) bzw. Brutgelegenheit (NIKLAS 1942 a, S. 347) oder Übervölkerung. Für den letztgenannten Fall habe ich keinen sicheren Beleg gefunden, glaube aber, diese Möglichkeit — in Analogie zu den großräumigen Wanderungen — annehmen zu dürfen.

b) Passive Expansion. Ob gerichtet oder ungerichtet, hängt jeweils vom Träger ab.

Wind: Über dieses Kapitel liegt ein reichhaltiges Erfahrungsmaterial vor. Windverwehungen sind in offenem Gelände über ansehnliche Strecken möglich. Im Walde dürfte der Wind nur eine geringe Rolle spielen, da die flugfähigen Insekten bei stärkerem Wind vielfach Deckung suchen oder windige Stellen meiden (ENGEL 1939). Trotzdem kommt Windtransport vor und wurde z. B. bei *Evetria buoliana* beobachtet (FISCHER 1941). Ein süddeutscher Forstmann, dessen Name mir entfallen ist, berichtete von der Windverwehung eines *typographus*-Schwarmes mehrere Kilometer weit über freies Feld. Bemerkenswert ist, daß auch gewisse behaarte Raupen wenigstens im ersten Stadium eine derart hohe Schwebfähigkeit haben, daß sie vom Winde kilometerweit verfrachtet werden können (HUNDERTMARK 1938). — Andere Transportmöglichkeiten: die zur Brut ausschwärmenden Buchdrucker führen häufig Milben mit sich, die später als Eiepisiten fungieren (GÄBLER 1947; eigene Beobachtungen).

Das Ergebnis des Spiels dieser verschiedenen Komponenten ist für die wichtigsten forstschädlichen Lepidopteren und Hymenopteren bekannt. Die Angaben berücksichtigen zwar fast ausschließlich den Flug der Vollkerfe; dem gegenüber darf die Ausbreitung der Raupen oder Afterraupen aber auch angesichts des Vorkommens von „Hungermärschen" wohl vernachlässigt werden. Ich ziehe das Fazit: Die genannten Schädlinge sind überwiegend ortstreu. Gewiß werden Dispersionsunterschiede (z. B. solche im Puppenlager) durch den Flug der Imagines verwischt; sogar Überflug von Bestand zu Bestand kommt vor, allerdings nicht oder nur ausnahmsweise in einem solchen Maße, daß die Massenvermehrung wirklich dadurch von einem „Herd" auf die umliegenden Gebiete übertragen wird.

Literatur (nur die wichtigsten Arbeiten neueren Datums): Forleule: MEYER 1931, EIDMANN 1934, MARCUS 1934, SCHWERDTFEGER 1934b. Kiefernspanner: ENGEL 1939 und 1942. Kiefernspinner: EIDMANN 1934. Nonne: MORS 1942 a und b, WELLENSTEIN 1942. Kieferntriebwickler: FISCHER 1941. Kleine Fichtenblattwespe: NIKLAS 1944. *Lyda stellata:* HÄRDTL 1944.

Alle Beobachtungen sind während der intensiven Phase der Massenvermehrung angestellt worden; die beobachteten Flüge können also Übervölkerungserscheinungen gewesen sein. Die Frage nach der Expansion eines Insekts während der extensiven Phase ist damit noch immer nicht beantwortet. Man wird jedoch aus den Beobachtungen über den Aktionsradius der genannten Schädlinge, der selbst mit aller Vorsicht im allgemeinen auf einige Dekameter bis Hektometer geschätzt werden kann, schließen dürfen, daß in der Tat — wie SCHWERDTFEGER (1942) behauptet — die nach dem Zusammenbruch einer Gradation möglicherweise bestehende insulare Dispersion sehr bald ausgeglichen wird und die bleibenden Semi- oder Diskontinuitäten nicht historisch, sondern ökologisch bedingt sind.

Die Vermehrung der Borkenkäfer folgt ganz anderen Regeln und zeigt einen ständigen Wechsel von Expansion (Infektion sogar über größere Entfernungen durch Schwarmflüge ist möglich) und Konzentration (auf geeignete tote bzw. moribunde Brutstämme oder — beim Buchdrucker — zur Überwindung des Widerstandes gesunder Bäume (SCHWERDTFEGER 1948).

Über die Dispersionsdynamik von Parasiten und Räubern ist wenig bekannt. Diese Glieder des Gradocoens sind trotz mehrfacher Mahnung ESCHERICHS und anderer bisher selten in den Mittelpunkt der Betrachtung gerückt worden.

Die Arbeiten von v. FINCK (1942) und NIKLAS (1942) über die Nonnentachine *Parasetigena segregata* Rond. stehen einzig und beispielhaft da.

Infolge der im allgemeinen größeren Beweglichkeit von Parasiten und Räubern ist sowohl ein Ausgleich von Diskontinuitäten wie eine Konzentration auf insular verteilte Wirte oder Beuteobjekte möglich.

b) Vertikal

Die vertikale Dispersionsdynamik steht höchstens mittelbar in Zusammenhang mit der eigentlichen Expansion.

Über der Kronenregion schwärmende Insekten können von plötzlich auftretenden Böen verweht werden (FISCHER 1941, S. 254; HÄRDTL 1944, S. 204).

Vorwiegend handelt es sich um den Wechsel zwischen verschiedenen Biorophen (s. S. 11). Für das Koinzidenzproblem sind Zeitpunkt und Schnelligkeit dieses Wechsels insofern von Bedeutung, als sie die „Koinzidenzfrist" bestimmen. Hierauf soll jedoch erst später eingegangen werden (S. 34 f.).

Die Phänomene des Biorophenwechsels sind zu vielgestaltig, als daß in der notwendigen Kürze eine Übersicht gegeben werden könnte. Ich verweise nur auf die entsprechenden Abschnitte der Nonnenmonographie (Biorophenwechsel der Nonnenraupe: MORS 1942 b, S. 127 ff.; der Tachine *P. segregata*: NIKLAS 1942 a, S. 329 ff.) als Beispiele.

B. Die Koinzidenz im Raum

1. Grundsätzliche Betrachtungen

Allen weiteren Betrachtungen ist vorausgesetzt, daß G (Parasit oder Räuber) an W (Wirt oder Beutetier) psychologisch und physiologisch angepaßt ist, d. h. daß G W angreift, daß sich das Ei des Parasiten im Wirt bis zur Imago entwickelt, bzw. daß der Räuber das Beuteobjekt überwältigt.

Die folgenden Überlegungen sollen an Hand eines fingierten Beispiels angestellt werden, ohne Rücksicht darauf, ob es tatsächlichen Verhältnissen entspricht oder nicht.

Nach dem Zusammenbruch der Massenvermehrung eines Insekts W befinden sich auf 1 ha (Biotop beliebig), ziemlich gleichmäßig verteilt, 202 Puppen im Winterlager. Davon enthalten 200 einen Raupenparasiten G (etwa eine Anomaline), 2 sind unparasitiert und liefern im Frühjahr 1 ♂, 1 ♀ W, die sich zur Begattung finden. Das ♀ legt 100 Eier, aus denen 100 Raupen schlüpfen. Gleichzeitig erscheinen 100 ♂♂, 100 ♀♀ G.

Arithmetisch ist das Bevölkerungsverhältnis, da sich auf dem einen Hektar nunmehr 100 W-Raupen und 100 G-♀♀ befinden, 1 : 1. Jedem Parasitenweibchen stände eine Raupe zur Verfügung, es wäre also die restlose Parasitierung aller Raupen zu erwarten (von der *in praxi* zu erwartenden Überbelegung soll ebenfalls abstrahiert werden).

Man kann einwenden, daß nicht jede Raupe gefunden wird. Damit stellt man sich W und G wieder irgendwie im Raum verteilt vor; um des Kontrastes willen möchte ich hier aber jede räumliche Anschauung ausschalten und das beiderseitige Verhältnis rein arithmetisch betrachten.

Bei Berücksichtigung einer unterschiedlichen Dispersion von W und G ergibt sich jedoch ein ganz anderes Bild, nämlich:

W: 100 Raupen auf 1 ar (die Raupen haben sich bis zum Zeitpunkt der möglichen Parasitierung vom Ort der Eiablage einige Meter weit entfernt); 99 ar sind unbesiedelt (insulare Dispersion).

G: 1 ♀ je Ar; d. h. der Aktionsradius eines ♀ bedeckt (ohne gegenseitige Überschneidung) 1 ar (kontinuierliche Dispersion).

Tatsächlich kann also nur ein einziges Parasitenweibchen mit den Raupen, aber auch mit allen 100, zusammentreffen; die übrigen 99 ♀♀ gehen ohne Möglichkeit der Eiablage zugrunde. Es bleibt übrig festzustellen, ob das eine G-♀ auf „seinem" Ar auch alle vorhandenen 100 Raupen findet, ob sein Eivorrat genügend groß ist, um sie vollzählig belegen zu können, oder ob es etwa vorzeitig von einem Vogel gefressen wird.

Gewiß ist dieses Beispiel roh konstruiert. Es zeigt jedoch, daß — wie ich schon in der Einleitung andeutete — eine arithmetische Berechnung des W-G-Spiels allein der Wirklichkeit nicht gerecht wird. Das Gesamtproblem muß zuerst räumlich gesehen werden.

Nicholson (1933) hat bereits einen Vorstoß in dieser Richtung unternommen und mit der räumlichen Darstellung der Treffwahrscheinlichkeit („area of discovery", S. 144) das Koinzidenzproblem unmittelbar berührt. Er berücksichtigt auch Dispersionsunterschiede von W und G (S. 163). Seine Gedanken kreisen jedoch in der genannten Arbeit um das Problem der „population density", so daß er den Weg zum räumlichen Bild nicht zu Ende geht.

Es soll nun in diesem Sinne versucht werden festzustellen, in welcher Weise sich Dispersionsunterschiede zwischen W und G auf die Koinzidenz auswirken. Ich führe zunächst den Begriff des Koinzidenzfeldes ein.

Voraussetzung: Zusammenspiel zweier Komponenten W und G, deren Verbreitungsgebiete (in kleinstem Maßstabe) sich infolge von Dispersionsunterschieden nicht vollständig decken. Das Koinzidenzfeld ist dann derjenige Raum, in dem die Verbreitungsgebiete einander überschneiden, also beide Arten vorhanden sind und das Zusammenspiel zwischen ihnen überhaupt erst möglich wird. Die Größe des Koinzidenzfeldes wird immer von der weniger dispersen Komponente bestimmt (Gesetz vom Minimum).

Die Kennzeichnung des Koinzidenzfeldes, also die Untersuchung der Möglichkeit einer Koinzidenz von W und G, ist Aufgabe der statischen Betrachtung. Die dynamische Betrachtung soll Antwort geben auf die Fragen:

1. ob W und G auch innerhalb des Koinzidenzfeldes tatsächlich miteinander in Beziehung treten („effektive Koinzidenz") oder nur be-

ziehungslos nebeneinander vorkommen (individuelle Koinzidenzdynamik);

2. wieweit die Koinzidenz ihrerseits wieder durch die Bevölkerungsbewegung der beiden Komponenten beeinflußt wird (Populationsdynamik).

2. Statik

Im folgenden wird versucht, eine Klassifikation in Koinzidenztypen vorzunehmen, die sich aus der Möglichkeit einer Kombination verschiedener Dispersionstypen von W und G ergibt. Entsprechend der Unterteilung in horizontale und vertikale Dispersion unterscheide ich auch hier Koinzidenz in der Ebene und in der Höhe. Die Koinzidenztypen sind nicht etwa spezifisch, sondern können auch bei einem und demselben W-G-System nach Ort und Zeit wechseln, da der Dispersionszustand eines Partners oder beider nicht immer derselbe zu sein braucht.

Bei polyphagen G-Arten ist die Dispersion nicht einer einzigen W-Spezies, sondern sämtlicher im Biotyp vorhandener, als Wirte oder Beute dienender Arten zu berücksichtigen. Dadurch kompliziert sich das Problem, und es ist ratsam, nach Möglichkeit zunächst nur solche Fälle zu untersuchen, in denen das W-G-System überhaupt oder doch im wesentlichen nur aus zwei Komponenten besteht.

a) Horizontal

Bei den anschließend aufgestellten Typen ist zuerst der Dispersionszustand von W, an zweiter Stelle derjenige von G genannt. Die Koinzidenz ist, wenn nicht ausdrücklich anders angegeben, auf die Populationen bezogen. Da sich die Koinzidenztypen a′ und b′ im wesentlichen außerhalb von Massenvermehrungen vorfinden, ist das zu ihrer Veranschaulichung verwendbare Beobachtungsmaterial nur spärlich. Für die übrigen Typen ist es reichlicher vorhanden; ich beschränke mich trotzdem aus den auf S. 5 genannten Gründen auf wenige, besonders geeignete Beispiele. Daß in ihnen in der Mehrzahl Parasiten als Gegenspieler erscheinen, liegt daran, daß deren Dispersion (z. B. auf Grund von Puppen- und Kokonanalysen, aber auch von Beobachtungen der fliegenden Insekten) besser bekannt ist als diejenige von Räubern.

a′) Diskontinuierlich — diskontinuierlich

Totale oder wenigstens partielle Koinzidenz, wenn W und G infolge gleicher ökologischer Ansprüche eine und dieselbe „Insel" besiedeln. Das Koinzidenzfeld deckt sich mehr oder weniger mit der Insel.

Beispiel: Borkenkäfer und die mit ihnen eng vergesellschafteten Parasiten und Räuber auf einzelnen Stämmen im Walde. Man wird jedoch in solchen Sonderfällen diese Insel (also den Einzelstamm oder eine Gruppe von solchen) besser als Ganzes auffassen und nun aufs neue untersuchen, ob die Dispersion der Komponenten innerhalb ihrer kontinuierlich usw. ist.

Negative Koinzidenz (kein Koinzidenzfeld) kann vorliegen, wenn ein an sich zu jedem Dispersionstypus fähiger W im Augenblick vereinzelt auftritt (z. B. nach dem Zusammenbruch einer Gradation) und G spezifisch insular lebt (z. B. eine Ameisenkolonie). Voraussetzung ist, daß G auf W nicht angewiesen ist, da das System während dieser Phase sonst nicht existenzfähig wäre.

b′) Diskontinuierlich — semikontinuierlich oder kontinuierlich

Für W kann die Koinzidenz total sein; es ist möglich oder sogar sehr wahrscheinlich, daß alle Individuen mit einem G zusammentreffen. Für G ist die Koinzidenz partiell; je nach der Häufigkeit der W-Inseln trifft eine größere oder geringere Zahl auf W. Von monophagen Parasiten geht der „Überschuß" ein, ohne sich fortpflanzen zu können. Polyphage verlagern das Gewicht ihrer Tätigkeit auf andere W-Arten. Das Koinzidenzfeld wird durch W bestimmt.

Beispiel: Eiparasiten von *Diprion pini* L. nach dem Zusammenbruch einer Massenvermehrung des Schädlings (THALENHORST 1942). Ich fand im Winter 1940/41 im Befallsgebiet überall noch die Eigelege der Blattwespe, in denen nahezu jedes Ei die erwachsene Larve von *Achrysocharella ruforum* Krauße oder *Tetracampe diprioni* Ferr. beherbergte. ♀♀ von *D. pini* waren für den Sommer 1941 nur noch vereinzelt zu erwarten (o. c., S. 402). Leider konnte ich dann keine Erhebungen mehr anstellen. Daß Millionen von ♀♀ dieser praktisch monophagen, höchstens oligophagen Schmarotzer ohne Möglichkeit zur Eiablage verlorengingen, ist sicher; es wäre aber interessant gewesen, die Höhe der Eiparasitierung in den wenigen, im Sommer 1941 wieder vorhandenen Eigelegen festzustellen.

Bedeutsam ist, ob in einem solchen Fall die Eier des Schädlings in zusammenhängenden Gelegen (wie bei *Diprion pini*) oder einzeln abgelegt werden, da der Aktionsradius der winzigen Eiparasiten im allgemeinen nur gering ist (*Trichogramma:* WELLENSTEIN 1934, S. 163 f.; vgl. auch S. 20; Eiparasiten von *Diprion pini*: unbekannt). Einzelablage setzt also die Wahrscheinlichkeit der individuellen Koinzidenz herab (STELLWAAG 1929, zitiert bei TELENGA 1934, S. 101).

Bei größerem Aktionsradius von G kann Konzentration auf die W-Inseln erfolgen (VOÛTE 1946, S. 442 ff.). Beispiel: einzelne, von *Ips typographus* L. angeflogene Stämme, auf denen sich die sonst im Bestande verteilten Buchfinken sammeln (eigene Beobachtung).

c′) Semikontinuierlich oder kontinuierlich — diskontinuierlich

Umkehrung von b′. Für W ist die Koinzidenz partiell, d. h. ein Teil seiner Population entgeht der Vernichtung durch G. Für G ist die Koinzidenz total, alle Individuen finden Wirt oder Beute. Bei Massenvermehrung von Schädlingen manifestiert sich das Koinzidenzfeld zuweilen deutlich in den bekannten „grünen Inseln".

Beispiele: Ameisenkolonien in Insektenschadgebieten (ESCHERICH 1942, S. 437 ff.). Auch Vögel können infolge besonderer ökologischer Ansprüche insular verteilt sein (v. VIETINGHOFF-RIESCH 1924) und durch ihr Eingreifen „grüne Inseln" erhalten (SEDLACZEK und KUBELKA 1914). Selbst Ichneumoniden können noch während der Massenvermehrung ihres Wirts in scharf begrenzten Inseln auftreten, außerhalb deren die Parasitierung so gut wie Null ist (RATZEBURG, zitiert bei KNOCHE 1921, S. 743 f.).

Eingesprengte Biotope anderer Zusammensetzung können Dauerherde nicht nur für Schädlinge (siehe S. 18), sondern auch für Parasiten und Räuber bilden (z. B. in Schleswig-Holstein die Knicks zwischen den Feldern; FRIEDERICHS 1927, S. 394 f.; Baumanpflanzungen am Rande von Weinbergen; TELENGA 1934, S. 102), deren Wirkung von diesen Herden mehr oder weniger ausstrahlt. Voraussetzung ist, daß ihre Biozönosen einen Überschuß an Entomophagen abgeben können (FRIEDERICHS l. c.).

d') Semikontinuierlich — semikontinuierlich

Denkbar als Übergangsstufe zwischen a' und g', ist aber vielfach Endstufe, wenn der Biotop (wie zumeist im Freiland) nicht einheitlich ist. Bei gleichen ökologischen Ansprüchen von W und G decken sich die Maxima ihrer Bevölkerungsdichte mit dem Ergebnis totaler Koinzidenz. Bei unterschiedlichen Ansprüchen kann aus der Verschiebung der Maxima gegeneinander partielle Koinzidenz für die zahlreich, totale Koinzidenz für die schwach auftretende Komponente vorliegen (entsprechend b' und c'). Das Koinzidenzfeld ist hier und in den folgenden Typen nicht mehr scharf ausgeprägt.

Beispiele für den zweiten Fall: Eiablage des Traubenwicklers an beschatteten Teilen der Pflanzen, Eiparasiten dagegen photophil (STELLWAAG, zitiert bei TELENGA 1934, S. 101); ähnliche Verhältnisse scheinen sich nach ENGEL (1942, S. 133 und 135) auch für *Bupalus piniarius* L. und *Trichogramma evanescens* Westw. zu ergeben.

e') Kontinuierlich — semikontinuierlich

Bildet den Übergang zwischen c' und g'. Dieser Koinzidenztyp scheint zwischen Wirt und Parasit häufig vorzukommen und dadurch bedingt zu sein, daß die Schmarotzer engere ökologische Ansprüche stellen können als der Wirt (siehe z. B. MELL und HEINRICH 1931, S. 383). Bei grundsätzlich totaler Koinzidenz äußert sich die Semikontinuität von G nur noch in den vielfach beobachteten unterschiedlichen Parasitierungsgraden.

Oftmals ist die Parasitierung von Forstschädlingen an besonnten Stellen (Bestandsrändern, Lichtungen) höher als im Bestandsinneren (F. ECKSTEIN 1923, S. 295, KRAMLINGER 1913, ENGEL 1942, S. 156). Puppenparasiten des Kohlweißlings folgen ihrem Wirt nicht in den Wald (FRIEDERICHS 1931, S. 578). Der Chalcidier *Brachymeria euploae* bevorzugt die äußeren, stark belichteten Gambirstrauchpartien, während sein Wirt, *Oreta carnea*, im Strauch selbst kontinuierlich verteilt ist (SCHNEIDER 1939, S. 14). In den von *Ips typographus* L. rundum meist ziemlich gleichmäßig besiedelten Fangbäumen finden sich die Entwicklungsstadien der an ihm schmarotzenden Chalcidier zahlreicher auf den besonnten als auf den beschatteten Sektoren; diese Tendenz ist auch bei stehend befallenen Stämmen, wenn auch nicht so scharf, ausgeprägt (eigene Beobachtung).

Es kann auch umgekehrt sein: gewisse Ichneumonidenarten fehlten in offenem Gelände und wurden nur im Wald gefunden (MELL und HEINRICH 1931, S. 378).

Es geht aus diesen Beispielen nicht immer eindeutig hervor, ob die weniger kontinuierliche Dispersion der Parasiten durch ihre abweichenden Temperaturansprüche oder durch das örtliche Vorhandensein von Nebenwirten, allgemein gesprochen also durch biozönotische Einflüsse bedingt ist. Der zweite Fall kommt oft genug vor und schließt sich an die unter c' geschilderten Verhältnisse („eingesprengte Biotope") ohne scharfe Abgrenzung an.

Stärkere Parasitierung der Eier von *Eurygaster integriceps* Put. in der Nähe verunkrauteter und von anderen Wanzenarten besiedelter Felder (ZWÖLFER 1932, S. 177 f.), höhere Mortalität der Puppen von *Panolis flammea* Schiff. in Standorten mit reicher Bodenvegetation (SCHWERDTFEGER 1934 b, S. 426). In einer von Urwald umgebenen, von *Oreta carnea* befallenen Gambirmonokultur

nahm der Einfluß der Gegenspieler vom Wald zum Zentrum der Pflanzung hin ab (SCHNEIDER 1939, S. 7).

Am Rande des Koinzidenzproblems steht die Tatsache, daß der Abgang an Puppen im Winterlager durch pathogene Mikroorganismen und Pilze in besonders feuchten Standorten am höchsten ist (z. B. MEYER 1931, S. 15 ff.).

f') Semikontinuierlich — kontinuierlich

Steht im Gegensatz zu e'. Dieser Koinzidenztyp (total im Sinne von S. 6) macht sich darin bemerkbar, daß die Parasitierung im umgekehrten Verhältnis zur Bevölkerungsdichte des Wirts steht. Das deutet darauf, daß G in solchen Fällen aus nicht leicht ersichtlichen Ursachen gleichmäßig im Biotop verteilt ist und sich nicht auf Orte stärkeren Auftretens von W konzentriert. Diese erscheinen dann als „Überschußgebiete" (s. S. 9).

EIDMANN (1927, S. 85) beobachtete solche Verhältnisse am Kiefernspanner, SCHWERDTFEGER (1934 b, S. 428) an der Forleule (beide Puppenparasiten), THALENHORST (1942, S. 388) an *Diprion pini* (Eiparasiten).

g') Kontinuierlich — kontinuierlich

Dieser Koinzidenztyp setzt eine kontinuierliche Dispersion beider Komponenten (W und G), damit also extreme Gleichförmigkeit des Biotops hinsichtlich der Nahrung von W und der ökologischen Bedingungen für beide Partner voraus. Ich kann weder aus der mir zugänglichen Literatur noch aus eigener Erfahrung ein brauchbares Beispiel anführen; der genannte Typ dürfte am ehesten in begrenzten und abgeschlossenen Biotopen zu finden sein. Es wurde bereits in der Einleitung (S. 2 f.) darauf verwiesen, daß er allein eine hinlänglich sichere mathematische Behandlung des Spieles zwischen W und G zuläßt.

b) Vertikal

Die Koinzidenz zwischen W und G kann durch ungleiche Dispersion beider in der Höhe beeinflußt werden. W und G können sein:

a') homoroph

W und G gehören einer und derselben Vegetationsschicht an oder mehreren gemeinsam. Die Verhältnisse sind im allgemeinen klar und bedürfen keiner Erläuterung, die Koinzidenz ist grundsätzlich total und wird nur durch die horizontale Dispersion der beiden Partner beeinflußt. Trotzdem können auch innerhalb einer und derselben Biorophe Dispersions- und damit Koinzidenzunterschiede vorkommen.

Parasitierte Puppen des Kiefernspanners liegen nicht so tief in der Bodenstreu wie gesunde (WOLFF 1913). Diese Erscheinung kann zum Teil darauf beruhen, daß die bereits vor der Abwanderung von *Anomalon biguttatum* Grav. (oder anderen) infizierten Raupen nicht mehr sehr weit in die Bodendecke einzudringen vermögen. Für wahrscheinlicher halte ich die Annahme, daß die ausgesprochenen Puppenparasiten wie *Ichneumon nigritarius* Grav. ihre Tätigkeit wenigstens bei reichlichem Wirtsangebot auf die oberen Lagen der Streuschicht beschränken (ein ähnliches Beispiel bringen MORRIS und CAMERON 1935). Es folgt jedenfalls, daß Vögel eher parasitierte als gesunde Puppen erbeuten (WOLFF o. c.).

Die Scheu gewisser Parasiten von *Diprion pini* L. vor der windigen Kronenregion der Altkiefern führte zu auffälligen Unterschieden in der Para-

sitierung der Blattwespenkokons zwischen Alt- und Jungkiefern (THALENHORST 1942, S. 396 f.).

b') heteroroph

W und G gehören verschiedenen Vegetationsschichten an. Daß ein Drahtwurm unter normalen Umständen niemals eine Nonnenpuppe ausfressen wird, ist natürlich eine Binsenweisheit. Es gibt aber Fälle, die nicht so durchsichtig sind. Besonders problematisch ist in dieser Hinsicht das Verhalten mancher Schlupfwespen.

Pimpla instigator F. ist polyphag und oft genug auch aus *Lymantria monacha* L. gezogen worden. Die Wespe ist jedoch offenbar gewohnt, im Boden liegende oder in Bodennähe befindliche Lepidopterenpuppen aufzusuchen, belegt also die am Stamm haftenden Nonnenpuppen nur ausnahmsweise (schmales Koinzidenzfeld!) und spielt deshalb als Gegner des Schädlings nicht die erwartete Rolle (KOMÁREK 1938, S. 98; NIKLAS 1942 c, S. 397 f.). Dieses Beispiel steht sicher nicht allein da.

c') zeitweise homoroph, zeitweise heteroroph

W und G treffen sich nur während eines bestimmten Zeitabschnitts in der gleichen Vegetationsschicht; W oder G oder beide sind allaxoroph.

Beispiel: *Ichneumon nigritarius* Grav., dessen ♀♀ die in der Bodenstreu liegenden Puppen zahlreicher Lepidopterenarten belegen, und *Bupalus piniarius* L., dessen Puppen der Wespe nur während eines begrenzten Zeitraumes zur Verfügung stehen (THALENHORST 1939).

Die Koinzidenz wird in diesem Falle weitgehend durch den Zeitpunkt des Biorophenwechsels und die Dauer des Aufenthalts in der gemeinsamen Ebene bestimmt (s. Kap. IV B).

c) Koinzidenz mit abiotischen Faktoren

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die klimatischen Faktoren die Dispersion der Insekten beeinflussen können (S. 13 f.). Darüber hinaus steuern auch sie die Bevölkerungsbewegung der Tiere (S. 2). Es erscheint notwendig, die Frage wenigstens anzuschneiden, ob sich das Anschauungsprinzip der Koinzidenz auch auf diese Beziehungen anwenden läßt. Die unter Umständen weitgehende mikroklimatische Gliederung der terrestrischen Biotope (LANGE 1944; dort die ältere Literatur zu diesem Thema) spricht von vornherein dafür.

Innerhalb gewisser Grenzen können die Insekten gerade infolge dieser Gliederung optimale Bedingungen aufsuchen und pessimalen ausweichen. (Das kann, wie auf S. 13 f. erwähnt, zu Semikontinuitäten bis zu ausgesprochenen Konzentrationen im Optimalraum führen.) Die Fähigkeit zur Ortsveränderung ist hierbei ausschlaggebend: je weniger beweglich ein Insekt in einem bestimmten Entwicklungsstadium ist, um so mehr ist es der Willkür der Witterungsfaktoren ausgeliefert (SCHWERDTFEGER 1944, S. 284).

Die Zeichnung eines Koinzidenzbildes verlangt die räumliche Darstellung auch der mikroklimatischen Unterschiede, die natürlich immer nur für einen bestimmten Zeitpunkt gilt. Das kleinklimatische Raumbild eines Biotops wechselt ja von Tag zu Tag, sogar schon von Stunde zu Stunde. Immerhin ergibt sich auf längere Sicht eine gewisse

Konstanz dieses Bildes, indem sich (von den Ansprüchen des Insekts aus gesehen) mikroklimatisch mehr oder weniger begünstigte Kleinsträume ausprägen. Infolgedessen können die Lebensvorgänge der Tiere schon an eng benachbarten Orten ungleich verlaufen (LANGE o. c.); eine Erscheinung, die vom Problem der räumlichen zu dem der zeitlichen Koinzidenz überleitet und sich — wenn auch nicht als einzige Ursache — in der früher (S. 8 f. und 17 f.) erwähnten Herausbildung von „Herden" widerspiegelt.

Die Koinzidenz zwischen einem Insekt und einer abiotischen Komponente seines Gradocoens läßt sich am leichtesten dann darstellen, wenn diese (z. B. die Temperatur) im Extrem als Mortalitätsfaktor auftritt. Es genügt schon das einmalige Überschreiten etwa einer Höchstgrenze in einem bestimmten Raum, um ihn als „letalen Raum" zu kennzeichnen. Die Dispersion solcher Räume ließe sich in ähnlicher Weise schematisieren, wie ich es oben mit der Verteilung der biotischen Widerstandskomponenten durchgeführt habe. Um die sich ergebende bloße Wiederholung zu vermeiden, verzichte ich auf eine weitergehende Ausführung und begnüge mich mit zwei Beispielen aus eigener Beobachtung.

Abb. 5 zeigt den (schematischen) Querschnitt durch den Stamm einer im Jahre 1946 von *Ips typographus* L. befallenen Altfichte (Windbruch), der außerhalb des ost-westlich verlaufenden und nach Süden offenen Bestandsrandes fast genau in Nord-Süd-Richtung und in der Vertikalen so geneigt lag, daß die Sonne mittags fast rechtwinklig auf seine Oberseite schien. Infolgedessen war hier ein etwa 70° breiter, etwas nach Westen (Nachmittagssonne!) verschobener Sektor von Anfang an unbesiedelt geblieben. Bei nachfolgender kühler Witte-

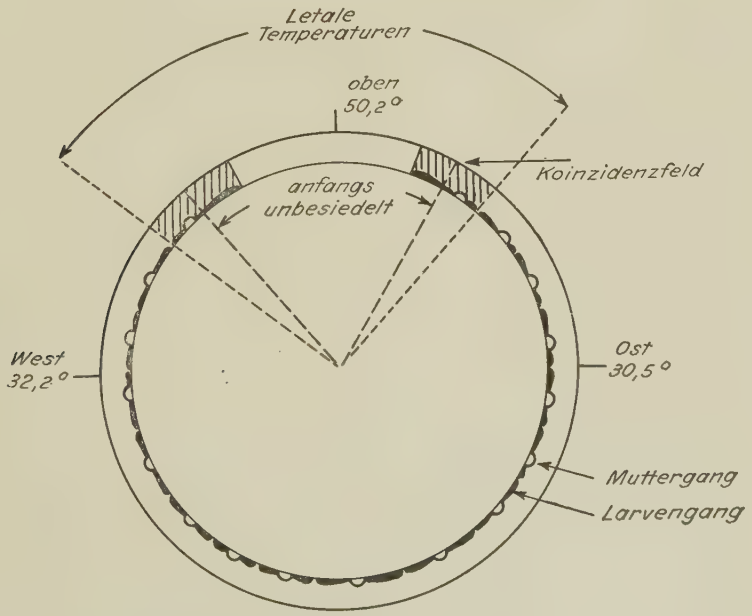

Abb. 5. Querschnitt durch einen von *Ips typographus* L. befallenen, starker Besonnung ausgesetzten Stamm. Schematisiert. Erklärung im Text

rung hatten sich die inzwischen geschlüpften Larven aber von beiden Seiten aus in diesen unbesiedelten Raum vorgeschoben. Ende Juni trat hochsommerliches Wetter mit langer Sonnenscheindauer ein; am 1. Juli wurden auf der Oberseite des Stammes Kambialtemperaturen von maximal über 50° gemessen (ähnlich BERAN 1936, S. 265 ff.). Eine spätere Mortalitätsanalyse zeigte, daß letale Temperaturen auf der Oberseite des Stammes über einen ansehnlichen Sektor des Umfanges hin erreicht worden waren: nicht nur die in den anfangs unbesiedelten Streifen eingewanderte Brut war infolge der hohen Temperaturen eingegangen, sondern es fanden sich tote Puppen und Jungkäfer noch jenseits der ersten Muttergänge. Das Koinzidenzfeld zwischen Schädlingsbrut und letaler Temperatur — in Gestalt zweier schmaler Streifen beiderseits des unbesiedelten Teiles der Stammoberfläche — ist hier besonders scharf ausgeprägt (in Abb. 5 schraffiert).

Im Jahre 1940 waren zahlreiche auf der Bodenstreu liegende Puppen oder frisch geschlüpfte Imagines von *Diprion pini* L. in ihren Kokons, offenbar infolge starker Sonneneinstrahlung, vertrocknet; die in der Streu geschützt liegenden Kokons enthielten gesunde Tiere (THALENHORST 1942, S. 382). Hier lag also ein bestimmter Koinzidenztyp in der Vertikalen vor (vgl. S. 27 f.).

In beiden hier angezogenen Fällen konnten die Insekten der Schädigung nicht ausweichen.

3. Dynamik

a) Individuelle Koinzidenzdynamik

Die Problematik dieses Kapitels charakterisiere ich durch ein „negatives" Beispiel. Eine Netzspinne und eine kleine Lepidopterenpuppe können einander auf wenige Zentimeter benachbart sein, ohne daß die Puppe jemals ein Opfer der Spinne wird. Hier spielt gewiß ein psychologisches Moment mit, denn die Spinne wird die Puppe auch dann kaum anrühren, wenn man diese in ihr Netz hineinwirft. Aber selbst eine in der Nähe befindliche Raupe passender Größe wird normalerweise von der Spinne nicht erbeutet, wenn sie nicht gerade unglücklicherweise ins Netz fällt oder hineingeweht wird. Positiv ausgedrückt: entweder muß G W (der beweglich oder unbeweglich sein kann) aktiv aufsuchen, oder W muß (aktiv oder passiv) in die Reichweite von G gelangen, wenn dieser grundsätzlich nicht oder nur wenig beweglich ist.

Im allgemeinen sind Nahrung und Brutgelegenheit für ein phytophages Insekt leichter zu erreichen als für ein entomophages (darauf macht schon KNOCHE 1921, S. 656, aufmerksam). Das gilt jedoch nicht uneingeschränkt: besonders bei semikontinuierlicher oder insularer Verteilung der Wirtspflanzen können auch phytophage Insekten ihre Nahrung verfehlen und verhungern.

Mehrfach ist beobachtet worden, daß Raupen an zur Ernährung ungeeigneten Pflanzen aufbaumten: Forleule an Fichte (EIDMANN 1930, S. 130), Buchenrotschwanz an Kiefer (K. ECKSTEIN 1933, S. 54), Laubholzspanner an Fichte und Wacholder (GIEYSZTOR und PAWŁOWICZ 1937/38, S. 21), *Diprion pini* L. an Buchen (THALENHORST 1942, S. 390).

Die Entomophagen sind durchweg physiologisch und psychologisch an die Notwendigkeit, ihre Wirte bzw. Beutetiere auch bei geringer Bevölkerungsdichte zu finden, angepaßt. Reiches Beobachtungsmaterial

liegt allerdings nur über das Verhalten von Schlupfwespen und Tachinen vor (zusammenfassend: ESCHERICH 1942, S. 299 ff. und 669 ff.). Der Grad der Sicherheit, mit dem W tatsächlich gefunden (infiziert bzw. gefressen) wird („effektive Koinzidenz"), ist unterschiedlich und hängt von mehreren Faktoren ab [1]):

a') Aktionsradius und Suchintensität von G.

Einige Beispiele habe ich auf S. 20 angegeben. Der Aktionsradius seßhafter Räuber ist winzig, derjenige von Netzspinnen z. B. auf die relativ geringe Größe des Netzes beschränkt; damit gibt die Aktivität der Beuteobjekte den Ausschlag. Bei unterschiedlicher Aktivität der Geschlechter kann eine Auswahl durch häufigeres Gefangenwerden der (zumeist) beweglicheren ♂♂ erfolgen (z. B. *Diprion pini* L., THALENHORST 1942, S. 385). Die schwerfälligeren ♀♀ fallen dagegen eher beweglichen Räubern zum Opfer (S. 384).

b') Bevölkerungsdichte von W.

Ich abstrahiere von Dispersionsunterschieden, die in das Kapitel „Statik" gehören. Aber auch bei gleichmäßiger Verteilung ist die „Treffwahrscheinlichkeit" nur bedingt eine Funktion der Bevölkerungsdichte von W. Diese beeinflußt ihrerseits wahrscheinlich Aktionsradius und Aktivität von G, indem die „Suchräume" und die Intensität der Suche bei spärlichem Vorkommen von W größer sind als bei reichlichem. Weiterhin kann sich die Tätigkeit polyphager Räuber und Parasiten bei geringer Bevölkerungsdichte einer bestimmten W-Art auf andere Arten verlagern. Bei höherer Dichte kann der absolute Nahrungsverbrauch eines Räuberindividuums ansteigen (Verschwendung; STURM 1942, S. 619; VOÛTE 1943, S. 100); es mag jedoch — z. B. bei Vögeln — auch Übersättigung eintreten (HÄRDTL 1944, S. 207). Überschuß von G führt wiederum zu Coparasitierung bzw. Nahrungskonkurrenz (im Extrem sogar Kannibalismus) zwischen Räubern; auf dieses am Rande des Themas liegende Problem, über das ein stattliches Schrifttum vorliegt, kann jedoch nur hingedeutet werden.

c') Sinnesphysiologische Momente

Bei Schlupfwespen, über deren sinnesphysiologische Leistungen zahlreiche Beobachtungen veröffentlicht worden sind, spielt das Geruchsvermögen während der Suche nach ihren Wirten wohl die größte Rolle (ESCHERICH 1942, S. 299 ff.). Parasiten tief im Holz lebender Insekten (z. B. *Rhyssa-* und *Ephialtes*-Arten) mögen eher durch akustische Vorgänge geleitet werden (siehe auch SWEETMAN 1936, S. 222). Optische Reize sind wohl von geringerer Bedeutung (ESCHERICH l. c.). Tachinen (ESCHERICH o. c., S. 670) und Räuber dürften dagegen ihre Beute mehr mit dem Auge suchen. Entscheidend ist schließlich wohl in jedem Falle eine „ganzheitliche" Kombination aller Sinneseindrücke (SWEETMAN 1936, S. 226). Die vielumstrittene Mimikry — ich zitiere nur den Disput zwischen HEIKERTINGER (1939, 1942) und STEINIGER (1942) — wäre als „Koinzidenz-Hindernis" (siehe d') zu werten.

d') Grad der biologischen Anpassung

Hier wird ein weites Feld betreten. Beispiele: Spezifische Wirtswahl der Parasiten (Monophagie, Oligophagie, Polyphagie). Die Ursache dieser Erscheinung ist sicher nicht allein in sinnesphysiologischen Anpassungen zu suchen (ESCHERICH 1942, S. 335): ungeeignete Wirte werden zuweilen infiziert, die Parasitenlarven gelangen jedoch nicht zur Entwicklung (GÖPFERT 1934, S. 119). — Art der Eiablage der Tachinen (ESCHERICH 1942, S. 669 ff.). Die größte Sicherheit der Infektion wird in Gruppe V erreicht, deren Vertreter ihre Eier in das Innere ihres Wirts ablegen (S. 675). Hierher möchte ich auch

[1]) Die unter a' und b' beleuchteten Seiten des Problems sind theoretisch besonders eingehend von NICHOLSON (1933) untersucht worden.

die „Koinzidenz-Hindernisse" stellen, wie man morphologische und ökologische Sicherungen gegen Parasiten und Räuber bezeichnen könnte. Je ein Beispiel: gewisse Insekteneier können durch die Dicke ihres Chorions gegen *Trichogramma* geschützt sein (SALT 1938); die Larven von *Ips typographus* L. sind unter dicker Rinde gegen den Angriff von *Rhopalicus suspensus* (Ratz.) gesichert (SEITNER 1924; ein ähnliches Beispiel zitiert ESCHERICH 1942, S. 346).

b) Populationsdynamik

Es darf vorausgesetzt werden, daß die Koinzidenzverhältnisse zwischen einer bestimmten W- und einer G-Art in einem bestimmten Biotop im Verlaufe einer Gradationsperiode von W wechseln. Die Koinzidenzdynamik der W- und G-Populationen resultiert aus den wahrscheinlich unterschiedlichen, in gewissem Grade aber wieder voneinander abhängigen Dispersionsdynamiken beider Arten (s. S. 17 ff.). Jede darüber hinaus ins einzelne gehende Behauptung würde mangels ausreichender Unterlagen nur den zweifelhaften Wert einer Spekulation haben. Es könnte höchstens ein Programm für zukünftige Untersuchungen aufgestellt werden. Sie werden naturgemäß dadurch erschwert, daß es in den seltensten Fällen möglich sein wird, das Wechselspiel zweier Populationen (einer W- und einer G-Art) vom Blickpunkt der Koinzidensdynamik her zu verfolgen, ohne daß dieses Spiel durch dritte, vierte usw. Komponenten des Gradocoens gestört wird.

Ein fast ungestörtes Spiel kann zwischen *Icerya purchasi* Mask. und *Novius cardinalis* Muls. ablaufen (BODENHEIMER 1932, S. 531 ff.). Es ist unter bestimmten Bedingungen durch das ständige, alternierende Neuauftreten von Befallsherden gekennzeichnet (S. 537). Wie die Koinzidenzdynamik der Populationen von Nonne und Nonnentachine durch eine dritte Komponente (Polyedrie) beeinflußt werden kann, hat NIKLAS (1942 a, S. 347) herausgearbeitet.

Aufschlußreiche Ergebnisse könnte die vergleichende Untersuchung an zwei systematisch und ökologisch verwandten und von den gleichen Gegenspielern bedrohten Arten mit unterschiedlicher Dispersionsdynamik bringen (z. B. *Diprion pini* L. mit geselliger und *D. simile* Htg. mit solitärer Lebensweise der Larven).

Als Großexperiment könnte man Maßnahmen zur biologischen Bekämpfung von Schadinsekten durch Aussetzen bisher noch nicht oder in unzureichender Zahl vorhandener Parasiten oder Räuber auswerten.

IV. Apparenz und Koinzidenz in der Zeit

A. Die Apparenz

Als „Apparenz" bezeichne ich das zeitliche Auftreten eines bestimmten Entwicklungsstadiums einer Art (gegebenenfalls auch eines Individuums) in einem bestimmten Biotop. Sie entspricht der Dispersion im Raum. Die Apparenz ist bis zu einem gewissen Grade genetisch fixiert oder doch in ihrer Abhängigkeit von jahraus, jahrein im wesentlichen gleichbleibenden Umweltverhältnissen festgelegt (Statik); sie kann jedoch durch deren Schwankungen nach Lage und Länge in der Zeitkoordinate modifiziert werden (Dynamik). Die Entscheidung zwischen Statik und Dynamik ist nicht immer leicht zu treffen.

Das Auftreten der Maikäferarten in Nord- und Mitteldeutschland in 4- oder 5jährigem, in Süddeutschland in 3jährigem Zyklus (SCHWERDTFEGER 1944, S. 143) würde ich nach der oben gegebenen Definition statisch nennen, obwohl diese Unterschiede wahrscheinlich nicht genetisch fixiert, sondern Funktionen klimatischer Unterschiede zwischen den Landschaften sind; von Dynamik würde ich sprechen, wenn die Generationsdauer am gleichen Ort infolge einer außergewöhnlichen Witterungskonstellation um ein Jahr verkürzt oder verlängert würde. Ob die Konstanz der Daten der Eiablage, des Schlüpfens und der Verpuppung des Maikäfers, die durch solche Unterschiede nicht verrückt werden (ibid.), auf eine irgendwie geartete genetische Fixierung zurückgeführt werden kann, soll dahingestellt bleiben; diese Erscheinung gehört jedenfalls eindeutig in das Kapitel Statik.

1. Statik

Im Hinblick auf das Koinzidenzproblem sind Lage und Ausdehnung der Apparenzen in der Zeitkoordinate von Bedeutung, die durch die bekannten „Bionomieformeln" oder durch Diagramme ausgedrückt werden können. Die unübersehbare Mannigfaltigkeit der spezifischen Apparenzen verbietet, hier weiter ins Detail zu gehen; das Problem dürfte durch den ersten Satz genügend gekennzeichnet sein und wird im Kapitel „Koinzidenz in der Zeit" wieder aufgegriffen.

Lediglich eine besondere Erscheinung bedarf noch eines Hinweises: das vor allem von Hymenopteren bekannte „Überliegen", dessen letzte Ursachen unbekannt sind (Näheres STURM 1942, S. 429 ff.). Durch das Überliegen können sich sehr komplizierte Koinzidenzverhältnisse ergeben, auf die am gegebenen Ort weiter eingegangen wird (S. 37).

Auch sei vermerkt, daß die Apparenzen der Geschlechter einer Art ungleich sein können.

2. Dynamik

Abiotische Umweltfaktoren, insbesondere die Temperatur, beeinflussen Entwicklungsgeschwindigkeit und Lebensdauer eines Insekts und damit auch die Apparenz seiner Stadien. Die Auswirkung erstreckt sich von relativ geringfügigen phänologischen Verschiebungen (in unseren Breiten Tage, höchstens Wochen; Beispiel: MORS 1942 a, S. 73, Abb. 25) im Rahmen einer weitgehend festgelegten Apparenz bis zu deren völliger Unabhängigkeit vom Jahreslauf (tropischer Regenwald; EIDMANN 1943, S. 35). Es ist möglich, daß eine und dieselbe Konstellation des Witterungsverlaufs die Apparenzen zweier Arten (W und G) zwar gleichsinnig, aber verschieden weit verlagert.

Die Temperaturabhängigkeit der Präimaginal-Entwicklungsdauer von Parasiten wird möglicherweise durch geringe Wärmeleitfähigkeit des Wirtsmediums gedämpft (MELL und HEINRICH 1931, S. 390). Überdies scheint ihr Entwicklungstempo durch dasjenige ihres Wirts mit beeinflußt zu werden. Vorsicht vor Verallgemeinerung ist natürlich geraten, eine nähere Untersuchung dieses Problemkomplexes dürfte aber noch Überraschungen zeitigen.

B. Die Koinzidenz in der Zeit

1. Statik

Wie im Raum, so kann auch in der Zeit die individuelle Koinzidenz positiv oder negativ, die Populations-Koinzidenz total, partiell oder negativ sein (vgl. S. 5 f., d. h. die Apparenzen der W- und G-Populationen können sich entweder vollständig, teilweise oder gar nicht decken. Die zeitlich definierbare Länge der Deckung bezeichne ich — entsprechend dem „Koinzidenzfeld" — als „Koinzidenzfrist". Sie bezieht sich naturgemäß nur auf diejenigen Stadien von W und G, die miteinander in Beziehung treten können (z. B. ♀ Imago eines ausgesprochenen Puppenparasiten und Puppe einer Wirtsart). Je differenzierter diese Beziehung, um so schärfer ausgeprägt ist auch die Koinzidenzfrist. Die Koinzidenztypen treten daher am klarsten innerhalb des Verhältnisses Wirt — Parasit auf [1]).

a) Totale Koinzidenz

Setzt — streng genommen — genaue Parallelität der Apparenzen von W und G voraus, in erster Linie also Synchronie der Generationszyklen, wobei allerdings nicht die Apparenzen bionomisch gleichwertiger Stadien (etwa Imago — Imago) miteinander korrespondieren müssen, sondern — wie vorstehend schon angedeutet — die jeweils beziehungsfähigen, also etwa W-Puppe und G-Imago.

Als Beispiel nenne ich das Verhältnis zwischen dem Kiefernspanner, *Bupalus piniarius* L., und dessen Raupenparasiten *Anomalon biguttatum* Grav. (STEINER 1931). Beide Arten haben eine Generation im Jahr, die Imagines von *A. biguttatum* schlüpfen von Juli bis in den September hinein (o. c., S. 614) und treffen dann mit Sicherheit auf die Raupen ihres Wirts. Voraussetzung ist allerdings, daß die Wespe die Raupen von *B. piniarius* nicht nur während eines bestimmten Stadiums mit Erfolg angreifen kann, sondern in der Auswahl ihrer Opfer nach dem Entwicklungszustand eine gewisse „ökologische Breite" hat. Nach SUBKLEW (1939, S. 38) dürfte das der Fall sein. — Totale Koinzidenz bei doppelter Generation scheint zwischen *Diprion pini* L. und seinen Eiparasiten vorzuliegen (THALENHORST 1942).

b) Partielle Koinzidenz

Es bestehen mehrere Möglichkeiten:

a') Synchrone Generationszyklen von W und G

Die Koinzidenz kann dadurch partiell werden, daß G W nur während eines relativ kurzen Entwicklungsabschnitts parasitieren bzw. erbeuten kann. Die individuelle Koinzidenzfrist wird dadurch weitgehend eingeengt. Das ist für das einmalige Zusammentreffen eines W- und G-Individuums belanglos, da die „Koinzidenzfrist" hier nur so lang zu sein braucht, wie für die Eiablage bzw. Erbeutung notwendig ist: praktisch also „punktförmig". Eine durch den Witterungsablauf bedingte Verschiebung der Apparenzen gegeneinander kann aber

[1]) Ich weise nur kurz darauf hin, daß sich das Prinzip der Koinzidenz in der Zeit auch auf das Verhältnis Wirtspflanze — phytophages Insekt anwenden läßt.

die Wahrscheinlichkeit, daß ein G- ein W-Individuum überhaupt im passenden Zeitpunkt trifft, herabsetzen. Diese Beschränkung kann allerdings durch lange Lebensdauer von G (dieser Fall bezieht sich vorwiegend auf Parasiten, deren Langlebigkeit in vielen Fällen beobachtet wurde) wieder ausgeglichen werden.

In der mir zugänglichen Literatur habe ich kein charakteristisches Beispiel finden können. Sehr gründlich sind in dieser Richtung z. B. die Hauptschmarotzer unserer forstlichen Großschädlinge untersucht: ihre ökologische Valenz in bezug auf das angegriffene Stadium von W ist in der Regel breit genug, um Apparenzverschiebungen zu kompensieren. Es kann hier nur als Frage aufgeworfen werden, ob nicht — synchroner Entwicklungsverlauf vorausgesetzt — die Breite dieser ökologischen Valenz wenigstens mit darüber entscheidet, ob eine Parasitenart als Haupt- oder nur als Nebenschmarotzer fungieren kann.

Es ist übrigens für das Ergebnis gleichgültig, ob man hier im Sinne des vorigen von „ökologischer Valenz" von G oder von der „Länge des gefährdeten Stadiums" von W (gewissermaßen einer passiven ökologischen Valenz gegenüber G) spricht.

Die Apparenz von Räubern kann diejenige einer einzelnen Beuteart überschreiten. Sie sind in diesem Falle auf das Vorhandensein mehrerer, in der Apparenz aufeinanderfolgender Arten angewiesen. In verarmten Biotopen können für sie nahrungsarme Zeiten auftreten, die ihre Existenz erschweren oder unmöglich machen (Voûte 1946, S. 459).

Sinngemäß hierher gehört die Beobachtung, daß Tachineneier, die kurz vor der Häutung der Wirtsraupe an diese abgesetzt worden sind, mit der Exuvie abgestreift werden können (Prell 1915, S. 85; Escherich 1942, S. 686). Als Zeitpunkt einer „effektiven Koinzidenz" müßte also das Eindringen der Made in die Raupe betrachtet werden. Die Koinzidenzfrist wird dann jeweils eine gewisse Zeit vor der Häutung (die der Entwicklungsdauer des Eies im Freien entspricht) unterbrochen, d. h., auf das Ganze gesehen, verkürzt.

b') Dyschrone Generationszyklen von W und G

Die Länge der Koinzidenzfrist wird grundsätzlich durch diejenige Komponente bestimmt, deren Apparenz am kürzesten ist (Gesetz vom Minimum). Im einzelnen ergeben sich hier mannigfaltige Koinzidenzmöglichkeiten, die sich nur schwer in Typen einordnen lassen. Die folgende Darstellung kann kaum mehr als eine Skizze sein.

Vielfach ist die Generationsdauer von G kürzer als diejenige von W. Die Koinzidenz zu einer bestimmten W-Art kann dann für eine oder wenige (*Trichogramma*) Generationen von G total sein, für die übrigen negativ.

Beispiel: Kiefernspanner und *Ichneumon nigritarius* Grav. (Thalenhorst 1939 b) (Abb. 6). Die im Mai schlüpfenden ♀♀ der Wespe finden wenigstens zum Teil noch alte Spannerpuppen vor, in denen sie die nächste Generation begründen können (o. c., S. 70): partielle Koinzidenz. Ihre Nachkommen treffen den Spanner nicht im geeigneten Stadium (negative Koinzidenz), erst die Enkel stoßen wiederum auf den sich ins Winterlager und zur Verpuppung begebenden Schädling (totale, vielleicht aber auch nur partielle Koinzidenz). Dieses Beispiel ließe sich vermehren. *Trichogramma* kann sogar während des Eistadiums seines Wirts (also innerhalb einer einzigen Apparenz) mehrere Generationen durchlaufen (Subklew 1939, S. 24; Escherich 1942, S. 345); für eine oder zwei ist also die Koinzidenz total oder wenigstens partiell, für die übrigen partiell oder negativ.

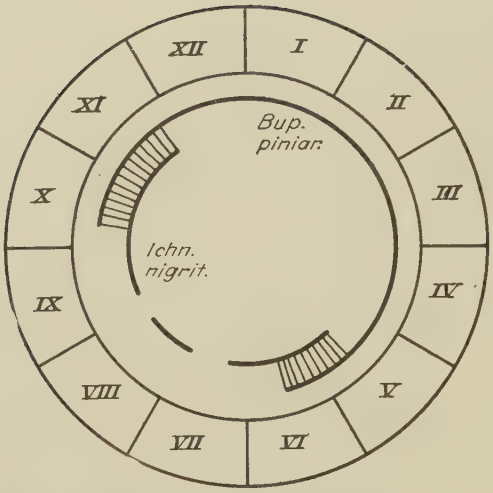

Abb. 6. Zeitliche Koinzidenz zwischen *Bupalus piniarius* L. (Puppe; äußerer Kreisbogen) und *Ichneumon nigritarius* Grav. (Imago-♀, innerer Kreisbogen). I—XII: Monate. Gestrichelt: Koinzidenzfrist

Mindestens eine Generation solcher Parasitenarten trifft also nicht mit dem korrespondierenden Stadium eines bestimmten Wirts zusammen und muß auf andere W-Arten übergehen. Dyschronie des Entwicklungsverlaufs und Polyphagie des Parasiten sind also immer gekoppelt (vgl. ESCHERICH 1942, S. 336 f.). Der Zwang zum Wirtswechsel ist hier nicht physiologisch, sondern ökologisch. Es scheint sogar vielfach (wenn auch nicht allgemein, s. ESCHERICH l. c.) ein reziprokes Verhältnis zwischen Synchronie und Polyphagie zu bestehen; das eine Extrem ist durch das Beispiel *Anomalon biguttatum* Grav. gekennzeichnet (S. 34, strenge Synchronie und Oligophagie), das entgegengesetzte Extrem (Dyschronie und Polyphagie) könnte vielleicht am Verhältnis zwischen Nonne und *Pimpla instigator* F. demonstriert werden (KOMÁREK 1938, S. 98; v. FINCK 1942, S. 314; NIKLAS 1942 c, S. 397).

Leider sind die phänologischen Daten zu spärlich, um ein Schema ähnlich Abb. 6 konstruieren zu können. Die Anfang August schlüpfenden Wespen (NIKLAS l. c.) koinzidieren wohl nur noch ausnahmsweise mit Nonnenpuppen (siehe MORS 1942 a, S. 73, Abb. 25), jedoch scheint die Flugzeit der Schmarotzer stark zu streuen (NIKLAS l. c.). Ob die von v. FINCK (l. c.) Ende Juni beobachteten Wespen einer vorhergehenden Generation angehören, läßt sich nicht mit Sicherheit schließen. Die Bemerkung KOMÁREKS (l. c.), daß sich die Schwarmperiode von *P. instigator* nur ganz ausnahmsweise mit derjenigen der Nonne deckt (sinngemäß muß natürlich auf die Puppenruhe[1]) der Nonne bezogen werden), besteht sicherlich zu Recht. Es erscheint möglich, daß gerade die Polyphagie zu einer starken Streuung der Apparenz von Parasiten führt (siehe S. 39) und damit die Wahrscheinlichkeit der Koinzidenz mit einem bestimmten Wirt (in diesem Fall der Nonne) stark herabsetzt. Im vorliegenden Falle wird darüber hinaus die Wirksamkeit von *P. instigator* gegenüber der Nonne noch durch die geringe räumliche Koinzidenz zwischen beiden eingeengt (siehe S. 28).

Ichneumon nigritarius Grav. dürfte eine Mittelstellung einnehmen: die Koinzidenzfrist ist zwar lang genug, um dieser Wespe eine hohe Bedeutung als Parasit des Kiefernspanners zu verschaffen; die Syn-

[1]) Ob *P. instigator* auch Raupen ansticht, ist meines Wissens noch nicht sicher erwiesen. NIKLAS (o. c., S. 398) behauptet das zwar; ich vermisse aber den eindeutigen Nachweis, daß die in Raupen gefundenen kleinen Schlupfwespenlarven der genannten Art angehört haben.

chronie wird aber durch die schnellere Entwicklung des Schmarotzers und den Übergang auf „Zwischenwirte" doch immer wieder so weit gestört, daß die Koinzidenz auch im Herbst noch nicht als total bezeichnet werden kann (Abb. 6).

Die weiterhin aufgeführten Erscheinungen partieller Koinzidenz (c' — e') sind von der Synchronie W—G unabhängig und können mit a' oder b' kombiniert sein.

c') Biorophenwechsel

Hierdurch kann eine W-Art vorübergehend in den Bereich eines Gegenspielers geraten. Von ihrer Seite wird die Koinzidenzfrist durch die Länge des Aufenthalts in der gemeinsamen Biorophe bestimmt.

Das Zusammentreffen von *Bupalus piniarius* L. und *Ichneumon nigritarius* Grav. in der Bodenstreu kann auch von dieser Seite her betrachtet werden. Es wird natürlich durch die befristete Apparenz der Schlupfwespe weiter eingeengt (b'). Klare Verhältnisse ergeben sich, wenn eine der Komponenten dauernd aktiv in der Biorophe vorhanden ist: z. B. Mäuse in der Bodenschicht. So resultiert die achtmonatige Apparenz von *Nematus erichsoni* Htg. in der Bodenstreu in einer hohen Gefährdung der Kokons durch die Nager (Thielmann 1939, S. 187). Die Maden von *Parasetigena segregata* Rond. und anderer Tachinen sind auf dem Wege in die Bodendecke für einige Minuten dem Zugriff von Vögeln ausgesetzt (Escherich 1942, S. 680; Niklas 1942 a, S. 350). Mit einiger Großzügigkeit gegenüber dem Begriff der Biorophe könnte man auch die Gefährdung der Borkenkäfer während des Umherlaufens auf dem gerade angeflogenen Brutstamm durch *Clerus formicarius* L. und Vögel hierher stellen.

d') Überliegen

Überliegen können nicht nur die Ruhestadien bestimmter phytophager Insekten (Blattwespen: Escherich 1942, S. 71 f.; aber auch Lepidopteren, z. B. *Hyloicus pinastri* L., Schwerdtfeger 1944, S. 212), sondern auch von Parasiten (Göpfert 1934, S. 106 f.; Thalenhorst 1941 b; Escherich 1942, S. 334; Niklas 1942 c, S. 397). Die Auffassung, daß das Überliegen einen arterhaltenden Sinn hat (Gösswald 1936, S. 369; Escherich 1942, S. 334; Sturm 1942, S. 436), ist sicher berechtigt, aber nur so weit, wie der Mortalitätsfaktor, gegen den es schützen „soll", räumlich gesehen außerhalb der Biorophe, in der sich das überliegende Stadium befindet, zeitlich gesehen an einem anderen Entwicklungsstadium ansetzt. Gegenüber Mortalitätsfaktoren, die sowohl in der gleichen Biorophe wie innerhalb der Apparenz des Überliegens agieren, verlängert dieses die Koinzidenzfrist und erhöht damit die Gefährdung.

Überliegende Kokons von *Diprion pini* L. können bei und nach dem Zusammenbruch der Massenvermehrung willkommene Brutobjekte für Kokonparasiten darstellen (Thalenhorst 1942, S. 379 f. und 402). Auch sind sie längere Zeit den Mäusen, Drahtwürmern usw. ausgeliefert (vgl. c'). Eine überliegende Bevölkerung kann daher gewaltig dezimiert werden (Schimitschek 1941, S. 266 f.).

Durch das Überliegen der Schmarotzer selbst können die Verhältnisse weiter kompliziert werden.

e') Geschlechtsunterschiede

Abgesehen von höherer Gefährdung des länger apparierenden Geschlechts (a' oder b') ist das früher in ein anderes Stadium eintretende oder die Biorophe wechselnde Geschlecht einem schon „wartenden" Feinde stärker ausgesetzt, kann aber andererseits einem „nachhinkenden" Gegenspieler entkommen (das gilt auch z. B. für früh oder spät auftretende letale Witterungskonstellationen).

Erster Fall: ENGEL (1942, S. 150 f.) beobachtete deutlich höhere Parasitierung der männlichen Kiefernspannerpuppen durch Schlupfwespen und Tachinen. Ob die männlichen Raupen von *B. piniarius* L. eher abwandern als die weiblichen, ist meines Wissens noch nicht festgestellt worden; der Schluß hierauf liegt nahe. Zweiter Fall: die weiblichen Larven von *Diprion pini* L. waren im Sommer 1940 infolge ihrer längeren Entwicklungsdauer anscheinend in höherem Maße als die männlichen den erst spät auftretenden Krankheiten zum Opfer gefallen (THALENHORST 1942, S. 398). Es ist ferner denkbar, daß die männlichen Larven der Herbstgeneration dieses Schädlings Frühfrösten eher entgehen als die weiblichen.

Diese Koinzidenzunterschiede können natürlich das Geschlechterverhältnis beeinflussen.

2. Dynamik

Die Dynamik der zeitlichen Koinzidenz umfaßt deren Veränderungen, die sich innerhalb des statischen Rahmens abspielen können. Sie sind im wesentlichen bedingt durch:

a) Veränderungen des Witterungsverlaufs

Diese beeinflussen, wie bereits erwähnt (S. 33), die Apparenz jedes freilebenden Insekts. Dadurch können schon die Koinzidenzverhältnisse zu den Witterungsfaktoren als Komponenten des Gradocoens selbst wechseln.

Da dieses Problem nur beiläufig besprochen wird, beziehe ich mich hier vorwiegend auf letale Witterungsfaktoren. Kühle Witterung kann die Entwicklung von *Diprion pini* L. so weit hinauszögern, daß die Population im Spätherbst in Frostwetter gerät und erfriert (GÖSSWALD 1936, S. 377). Plurivoltine Insekten, deren Generationszahl weitgehend durch die Witterung bestimmt wird, können bei deren günstigem Verlauf (langem Spätsommer) noch eine „angebrochene" Generation ausbilden, deren Vertreter aber dem bald einsetzenden Frost zum Opfer fallen (z. B. WELLMER 1937, S. 65 f.; eigene Beobachtungen 1947 an *Ips typographus* L., dessen noch Ende September abgelegte Eier sich nur noch zum Teil entwickelten: Eier und Junglarven waren schon im November erfroren). Andererseits wird bei stark auseinandergezogener Entwicklung immer nur ein Teil der Population von vorübergehender Witterungsungunst betroffen (THIELMANN 1939, S. 187).

Sinngemäß gilt das Gesagte — ohne daß ich hier auf Einzelheiten näher eingehen möchte — auch für die Koinzidenz eines „kritischen Stadiums" (ZWÖLFER 1931, S. 540) mit einer optimalen oder nichtoptimalen Witterungskonstellation.

Unterschiedliche Auswirkung eines und desselben Witterungsverlaufs auf W und G, damit also eine Beeinflussung der Koinzidenzfrist, ist nachgewiesen.

CATONI (1914, S. 253) gibt eine Tabelle über das Verhältnis der Schlüpfzeiten der Traubenwickler und ihrer Parasiten (Schlupfwespen) in den Jahren 1902—1913, aus der die zum Teil beträchtlichen phänologischen Schwankungen

abgelesen werden können (siehe auch das Nachwort von SCHWANGART zu dieser Arbeit, S. 257). *Microgaster solitarius* Ratz. fiel als Nonnenparasit im Jahre 1922 anscheinend deshalb aus, weil diese Wespe gewöhnlich sehr früh schwärmt, die Nonnenräupchen dagegen in diesem Jahr sehr spät schlüpften (KNOCHE 1926, S. 53). KNOCHE hebt ausdrücklich hervor, „daß mehrfach die zusammenpassenden Entwicklungszustände eines Schädlings und eines seiner Feinde durch Witterungseinflüsse mehr oder minder aneinander vorbeigeschoben werden" (ibid.; auch KNOCHE 1921). Wieweit in solchen Fällen ein Ausgleich durch die Verlängerung der Apparenzen bei niedrigen Temperaturen — etwa Verlängerung der Lebensdauer von *M. solitarius*-♀♀ im angegebenen Beispiel — erfolgt, müßte von Fall zu Fall geprüft werden.

Niedrige Temperaturen können offenbar das Schlüpfen der Tachinenmaden (*Parasetigena segregata* Rond.) stärker verzögern als die Häutung der Nonnenraupen: es resultiert ein erhöhter Abgang an Eiern, die mit der Exuvie abgestoßen werden (KOMÁREK 1938, S. 96).

Zusammenwirken: KNOCHE (1921, S. 732 ff.) berichtet über die Abhängigkeit der Koinzidenz des Kiefernspinners mit Frühfrösten und Parasiten von der (je nach Witterung ein- oder zweijährigen) Generationsdauer des Schädlings.

b) Interspezifische Reaktionen bei Parasiten

Wenn sich in größerem Umfange bestätigen sollte, daß die Präimaginalentwicklungsgeschwindigkeit von Parasiten nicht nur durch die Temperatur, sondern auch durch Größe und Entwicklungsrhythmus des Wirts bestimmt wird (s. S. 33; MELL und HEINRICH 1921, S. 390 ff.; vgl. auch ESCHERICH 1942, S. 682, Anm. 2), so wäre denkbar, daß die Apparenzen polyphager Parasiten (auch der Nachkommenschaft eines und desselben Weibchens) nach Position und Länge mehr oder weniger stark variieren, d. h. in ihrer statistischen Verteilung durch das qualitative und quantitative Auftreten der Wirtsarten beeinflußt werden. Dadurch könnte in der nächsten Generation wieder eine Koinzidenz zu ganz bestimmten, zur Flugzeit der Parasiten gerade im geeigneten Stadium vorhandenen Wirtsarten — je nach Größe der Streuung zu einer oder mehreren — herbeigeführt werden. Diese Verhältnisse sind noch zu wenig geklärt, als daß über den bloßen Hinweis auf offene Fragen hinausgegangen werden könnte.

V. Das Zusammenwirken

Jeder Vorgang spielt sich in Raum und Zeit ab. Auch zwei Komponenten eines Gradocoens müssen im Raum und in der Zeit zusammentreffen, um miteinander in Beziehung treten zu können. Räumliche und zeitliche Koinzidenz lassen sich also nur gedanklich voneinander isolieren.

Eine Diskussion über ihr Zusammenwirken kann vorderhand nur programmatischen Wert haben. Selbst die Kenntnis eines so gründlich studierten W-G-Systems wie desjenigen von Nonne und *Parasetigena segregata* Rond. ist nach dieser Seite hin noch immer zu lückenhaft, als daß schon ein Gesamtbild der in ihm auftretenden statischen und dynamischen Koinzidenzverhältnisse entworfen werden könnte. Hier liegt noch ein unübersehbares Feld der angewandt-entomologischen Forschung

offen, das aber bearbeitet werden muß, wenn wir die Beziehungen der Schadinsekten zu ihren Gegenspielern bis in den letzten Winkel ausleuchten wollen.

Es kann nur noch untersucht werden, wieweit sich die eingangs (S. 3) gestellten Probleme von dem hier eingenommenen Blickpunkt aus lösen oder doch wenigstens der Lösung entgegenführen lassen. Ich wiederhole nochmals, daß diese Betrachtung allein nicht zum Ziele führen kann, weil sie einseitig ist und zahlreiche andere, wesentliche Momente — wie Fruchtbarkeit, biotische und abiotische, auf W oder G oder beide einwirkende Mortalitätsfaktoren — unberücksichtigt lassen muß. Ich beziehe mich im folgenden wieder vorzugsweise auf das Verhältnis Wirt — Parasit und charakterisiere das jeweils zu erörternde Problem durch ein Stichwort.

1. Haupt- und Nebenparasiten

Diese Bezeichnungen sind natürlich nicht immer eindeutig, da ein und derselbe Parasit an verschiedenen Orten oder zu verschiedenen Zeiten als Haupt- oder Nebenschmarotzer auftreten kann (s. Punkt 2). Gewiß scheidet zunächst fehlende physiologische oder psychologische Anpassung eine große Zahl von Schmarotzern als Parasiten eines bestimmten Wirts ganz aus, und Unterschiede der arteigenen Abwehrreaktion eines Wirts gegenüber einzelnen Schmarotzerarten mag einen Teil von ihnen in die Rolle von Nebenparasiten drängen (SCHIMITSCHEK 1943, S. 273). Diese Erklärung reicht aber allein sicher nicht aus. *Ichneumon nigritarius* Grav. kann z. B. seine Brut ohne Schwierigkeit in Puppen der Forleule zu voller Entwicklung bringen; er gehört jedoch nicht zu deren ausgesprochenen Hauptparasiten.

Ich glaube, daß sich diese Tatsache relativ leicht durch unzureichende Koinzidenz erklären läßt. Die Eulenfalter sind in der Regel schon Anfang Mai geschlüpft (z. B. SCHWERDTFEGER 1934 a, S. 38); die erst in der zweiten Maihälfte schlüpfenden ♀♀ der Wespe (THALENHORST 1939 b, S. 68) finden also keine belegbaren Puppen (wie die des Kiefernspanners, siehe S. 35) mehr vor. Diese Anschauung wird dadurch gestützt, daß *I. nigritarius* bei gleichzeitigem Vorkommen von Eule und Spanner, das den Übergang der Frühjahrsgeneration auf *B. piniarius* L. gestattet, auch als Forleulenparasit eine nennenswerte Bedeutung erlangen kann (THALENHORST 1939 a, S. 202 ff.).

Es kann wohl als eine gesicherte Tatsache angesehen werden, daß „die" Hauptparasiten in der Regel von monophagen oder höchstens oligophagen Arten gestellt werden, die aber mit ihrem Wirt räumlich und zeitlich weitgehend koinzidieren (BAER 1920, S. 237 f.). Man könnte hier von „stabiler Koinzidenz" (überwiegend statisch) sprechen. Diese „Spezialisten" (ibid.) sind infolgedessen einer eigenen Massenvermehrung fähig und können diejenige eines Schädlings beenden (vgl. auch THALENHORST 1942, S. 408; VOÛTE 1946, S. 445: „modifiable factors"). Polyphage Parasiten koinzidieren gewöhnlich nur schlecht mit einem bestimmten Wirt (s. S. 36; „labile Koinzidenz", überwiegend dynamisch); sie mögen sich jedoch dank ihrer Polyphagie ständig auf einer relativ hohen Populationsdichte halten und

dadurch vorbeugend wirken können (Baer o. c., S. 238; Voûte o. c., S. 442: „independent factors").

Mutatis mutandis gilt das gleiche für Räuber (Sweetman 1936, S. 226 ff.).

2. Parasitenreihen

Die Unterschiedlichkeit der „Parasitenreihen" eines bestimmten Schädlings nach Ort und Zeit ist eine auffällige und seit langem bekannte Erscheinung (Escherich 1942, S. 335; Schimitschek 1943). Diese Unterschiede betreffen aber n i c h t die „Spezialisten".

Zu ihnen gehören z. B. die Forleulentachine *Ernestia rudis* Fall., die Nonnentachine *Parasetigena segregata* Rond., der Eischmarotzer von *Diprion pini* L. *Achrysocharella ruforum* Krauße. Sie treten wohl i m m e r als Hauptparasiten auf. Es ist bedauerlich, daß Schimitschek (1941 und 1943) seine eingehenden Untersuchungen über die Parasitenreihen von *D. pini* L. nicht auch auf die Eischmarotzer ausgedehnt hat, die wohl jede Kalamität der Blattwespe stark beeinflussen, wenn nicht beenden können (Zusammenstellung: Besemer 1942, S. 73 ff.).

Es ist also wohl ratsam, den Begriff „Hauptparasit" in Zukunft enger als bisher, d. h. nicht historisch, sondern ökologisch zu fassen und nur auf solche „Spezialisten" zu beziehen.

Die Bedeutung polyphager Parasiten für einen bestimmten Schädling wird zweifellos durch das jeweilige Auftreten ihrer Neben- und Zwischenwirte bestimmt. Gleichzeitiges Massenauftreten zweier Schädlinge am gleichen Ort kann zu einem Austausch von Parasiten führen, selbst bei genetisch nicht verwandten Arten (z. B. Kiefernspanner und Kiefernbuschhornblattwespe; Schimitschek 1943, S. 285 ff.). Während also die Populationsdynamik der echten Hauptparasiten infolge stabiler Koinzidenz mit ihrem Wirt (Punkt 1) weitgehend von der Populationsdynamik des Wirts selbst abhängt, ihre Massenvermehrung also immer Folge derjenigen des Wirts ist, ist die Koinzidenz der polyphagen Schmarotzer mit jedem ihrer Wirte nur labil; eine einzelne Art kann nur dann zu einer eigenen Massenvermehrung gelangen und als „Hauptparasit" im alten Sinne fungieren, wenn mehrere koinzidenzdynamische Momente auf Grund der räumlich-zeitlichen Gegebenheiten g l e i c h s i n n i g begünstigend zusammentreffen. Die Regellosigkeit dieser Erscheinungen ist einfach aus der Vielzahl der Kombinationsmöglichkeiten zu erklären, die bald für die eine, bald für die andere Parasitenart eine solche günstige Konstellation schafft.

Wieweit sich die beschränkte geographische Verbreitung von Parasitenarten in ihrem s t ä n d i g e n Fehlen an bestimmten Orten äußert, soll hier nicht näher untersucht werden.

3. Haupt- und Nebenwirte

Die Antwort auf diese Frage ergibt sich zwanglos aus dem vorher Gesagten. Auch der Begriff „Hauptwirt" muß enger gefaßt werden. Ob es überhaupt streng monophage Parasiten gibt, für die der Begriff „Hauptwirt" natürlich sinnlos wäre (weil sie keine Nebenwirte haben), ist nach Sweetman (1936, S. 272) und Escherich (1942, S. 336)

fraglich. Die zu den ausgesprochenen „Spezialisten" gehörende *Parasetigena segregata* Rond. z. B. entwickelt sich nicht nur in der Nonne, sondern auch im Schwammspinner (PRELL 1915, S. 87; BAER 1921, S. 350). Erst recht sind die Begriffe Haupt- und Nebenwirt bei polyphagen Schmarotzern relativ zu verstehen: derjenige Wirt wird bevorzugt, der am gegebenen Ort und zur gegebenen Zeit am häufigsten angetroffen wird.

4. Gradologische Bedeutung der Parasiten

Auch die Lösung dieses Poblems läßt sich aus 1. und 2. ableiten. Es kommt darauf an, ob ein Schädling einen „Spezialisten" als Gegenspieler hat, der in seiner Massenvermehrung jenen einholen kann, oder nur polyphage Parasiten, die höchstens bis zu einem gewissen Grade vorbeugend wirken können.

5. Andersartiger Verlauf der Massenvermehrungen von Wirt und Parasit

Es ist vielfach beobachtet worden, „daß die Gradation der Schlupfwespen" (ich ergänze: und Tachinen) „durchaus nicht gleichen Schritt mit der des Wirtes hält, ja im Gegenteil zurückgeht" (ESCHERICH 1942, S. 345). Die Ursachen dieser Erscheinung sind sicher komplex, wie ESCHERICH (o. c., S. 344 ff. und S. 686 ff.) weiter ausführt. Verschiebungen der Koinzidenzverhältnisse zu Ungunsten des Parasiten kann also nur eine Ursache unter vielen sein, mag aber in manchen Fällen — insbesondere wiederum bei den „labilen" polyphagen Parasiten — zur Erklärung herangezogen werden können.

Die vorstehend (1—5) besprochenen Phänomene zeigen sich also überwiegend als Folgen vorhandener oder mangelnder zeitlicher Koinzidenz, obwohl auch räumliche Momente (die z. B. für das Auftreten von Nebenwirten entscheidend sind) in dieses Spiel eingreifen. Die räumlichen Koinzidenzverhältnisse dürften dagegen in erster Linie für das Hervortreten von Kerngebieten einer Massenvermehrung (s. S. 8) mit verantwortlich zu machen sein, ohne daß auch hier wiederum zeitliche Momente ganz außer acht gelassen werden dürften. Die Situation ist allerdings angesichts der Mannigfaltigkeit der Biotope selbst im geschlossenen Wirtschaftswald schwerlich mit einem Blick zu übersehen. Das Vorhandensein solcher Kerngebiete wurde bisher fast ausschließlich auf bestandsklimatische Ursachen zurückgeführt (S. 13 f.). Deren Bedeutung soll nicht unterschätzt werden, aber allein reicht diese Annahme kaum aus. Örtliche Unterschiede in der Massenvermehrung der Nonne, die im wesentlichen nur durch einen Schmarotzer (*Parasetigena segregata* Rond.) bedroht wird, können sicher zum Teil auf Diskontinuitäten in der Dispersion dieser Tachine zurückgeführt werden, die ihrerseits natürlich räumlich bedingt sind (REBEL 1921, S. 317 ff.) und später wieder durch Überflug ausgeglichen werden können (NIKLAS 1942 a, S. 347.) In diesem Zusammenhang ist nochmals darauf hinzuweisen, daß die kritische Phase, in der sich solche Diskontinuitäten auf den örtlichen Verlauf der Massenvermehrung auswirken können, mehr oder weniger weit vor dem

Kulminationspunkt liegt und diese Verhältnisse daher bislang noch so gut wie niemals untersucht worden sind. Das gilt auch für den viel erörterten Problemkomplex Mischwald — Reinbestand (ESCHERICH 1942, S. 346 ff. u. 688 ff.; neuere Arbeiten zu diesem Thema: SCHNEIDER 1939, FRIEDERICHS, SCHAERFFENBERG und STURM 1940, ENGEL 1942, VOÛTE 1946, GYÖRFI 1947), innerhalb dessen den räumlichen Koinzidenzverhältnissen sicher eine bedeutsame Rolle zukommt. Sie sollen hier nur kurz durch die Koinzidenzfolge Mischpflanze (Kraut, Strauch oder Laubbaum) — Nebenwirt (an diesen Mischpflanzen lebend) — polyphager Parasit (auch in diesen Nebenwirten schmarotzend) — Koniferenschädling (durch diesen Parasiten in seiner Massenvermehrung gebremst) gekennzeichnet werden. Die Untersuchungen von ENGEL o. c., S. 159 ff.) haben gezeigt — und ich verweise noch einmal auf meine Bemerkungen auf S. 9 und 19 —, daß besonderes Augenmerk auf die Vorgänge während der Akkreszenz und Progression von Massenvermehrungen gerichtet werden muß: die Erinnerung daran, daß gerade polyphage Parasiten am ehesten v o r b e u g e n d wirken (S. 40 f.), rundet das leider vorerst nur skizzenhaft zu zeichnende Bild.

VI. Schlußwort

Bereits die verhältnismäßig bescheidene Auswahl der für diese Studie herangezogenen Beispiele zeigt, daß an sich schon eine geradezu verwirrende Fülle von Einzelbeobachtungen zum Koinzidenzproblem vorliegt. Sie sind jedoch in zahlreichen Arbeiten verstreut, und nur aus wenigen lassen sich schon weitere Zusammenhänge erkennen. Es fehlt an Untersuchungen, in denen die Koinzidenzverhältnisse zwischen einem bestimmten Wirt und einem oder einigen seiner wichtigsten Gegenspieler verfolgt werden. Ihre Durchführung — vorteilhaft im weiteren Rahmen allgemein synökologischer Untersuchungen — wäre der nächste notwendige Schritt.

Die Hoffnung, den Massenwechsel der Insekten auf eine einzige, wenn auch noch so lange mathematische Formel zu bringen, in die man nur die erforderlichen Werte einzusetzen brauchte, ist und bleibt eine Utopie. Sie scheitert nicht allein daran, daß wir die einzelnen Funktionen dieser Formel — etwa für die Abhängigkeit der Populationsdynamik eines Parasiten von derjenigen seines Wirts — noch nicht mit genügender Sicherheit aufstellen können. Die Massenvermehrung eines Insekts ist ein g a n z h e i t l i c h e r, raum-zeitlicher Vorgang, der mit mathematischen Methoden ebensowenig auszuschöpfen ist wie die Lebensvorgänge im Einzelorganismus. Der Überblick über sie erfordert vielleicht eher Anschauungsvermögen als mathematisches Talent.

Wir sind auf dem Wege, die Erscheinungskomplexe zu ordnen. Es bedarf dazu noch weiterer langjähriger, möglichst jeweils eine ganze Gradationsperiode umfassender analytischer Untersuchungen. Es ist aber nicht verwehrt, schon jetzt hin und wieder das bisher gesammelte Material von einem erhöhten Standpunkt aus zu überschauen, um viel-

leicht einmal neue Perspektiven zu eröffnen und die gradologische Forschung zu höchster Vielseitigkeit anzuregen.

VII. Zusammenfassung

1. Das Wechselspiel zwischen einem phytophagen Insekt und einem seiner Gegenspieler (Parasit oder Räuber) — als Teilproblem der Gradologie — läßt sich mit mathematischen Methoden allein nicht fassen. Sein Zustandekommen und sein ungestörter Verlauf setzen das Zusammentreffen (die Koinzidenz) der beiden Partner in Raum und Zeit voraus. Diese Koinzidenz ist in den seltensten Fällen total. Räumliche und zeitliche Einschränkungen der Koinzidenz können das Spiel empfindlich stören oder sogar verhindern.

2. Die Koinzidenz resultiert als mehr oder weniger weitgehende Deckung der Dispersionen (räumlich) und Apparenzen (zeitlich) beider Partner.

3. Weder die Dispersion eines phytophagen Insekts noch die seiner Gegenspieler ist in der Regel kontinuierlich. Es werden verschiedene Dispersionstypen aufgestellt (Statik) und die Ursachen ihrer Entstehung untersucht. Die Dispersionstypen können sich im Lauf der Gradationsperiode ändern (Dynamik).

4. Koinzidenztypen ergeben sich aus der Kombination der verschiedenen Dispersionstypen der Partner (Statik). Der Raum, in dem die Populationen beider vorhanden sind, wird als „Koinzidenzfeld" bezeichnet. Die dynamische Betrachtung erfaßt ihr endgültiges Zusammentreffen (individuelle Dynamik) sowie die Veränderungen des Koinzidenzfeldes im Ablauf der Gradation (Populationsdynamik). Das Betrachtungsprinzip läßt sich auch auf die Beziehungen eines Insekts zu abiotischen Faktoren anwenden.

5. Der entsprechende Gedankengang wird für die zeitliche Koinzidenz verfolgt. Die Deckung der Apparenzen ergibt die „Koinzidenzfrist" (Statik), die durch ungleichsinnige Veränderungen der Apparenzen verkürzt oder verlängert werden kann (Dynamik).

6. Eine Auswahl gradologischer Probleme — insbesondere aus dem Problemkreis Schädling - Parasit — wird von dem eingenommenen Standpunkt aus betrachtet.

VIII. Schrifttum

(Ref. [Referat]: die Arbeit war mir als Original nicht zugänglich.)

BAER, W., Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten. Zeitschr. f. angew. Entom. **6**, 185—246, 1920; **7**, 97—163, 349—423, 1921.

BERAN, O., Forstentomologische und forstschutzliche Untersuchungen aus dem Gebiete von Lunz. IV. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen **62**, 257—279, 289—312, 1936.

BESEMER, A. F. H., Die Verbreitung und Regulierung der *Diprion pini*-Kalamität in den Niederlanden in den Jahren 1938—1941. Mededel. van het Comité ter bestudeering en bestrijding van insectenplagen in bosschen. 106 S., 1942.

BODENHEIMER, F. S., *Icerya purchasi* Mask. und *Novius cardinalis* Muls. Eine bevölkerungswissenschaftliche Studie über die Grundlagen der biologischen Bekämpfung. Zeitschr. f. angew. Entom. **19**, 514—543, 1932.

Bolle, J., Der volle Erfolg der biologischen Bekämpfung der Schildlaus des Maulbeerbaumes (*Diaspis pentagona* T. T.). Zeitschr. f. angew. Entom. **3**, 124 bis 126, 1916.

Catoni, C., Die Traubenwickler (*Polychrosis botrana* Schiff. und *Conchylis ambiguella* Hübn.) und ihre natürlichen Feinde in Südtirol. Zeitschr. f. angew. Entom. **1**, 248—259, 1914.

Cushman, R. A., Location of individual hosts versus systematic relation of host species as a determining factor in parasitic attack. Proc. Ent. Soc. Washington **28**, 5—6, 1926. (Ref.: Rev. Appl. Entom. Ser. A, **14**, 162—163, 1927.)

Dengler, A., Waldbau auf ökologischer Grundlage. 3. Auflage, 596 S. Berlin 1944.

Eckstein, F., Zoologisch-meteorologische Studien. Erste Mitteilung: Über den Einfluß von Standort und Klima auf die Gradation des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.). Zeitschr. f. angew. Entom. **9**, 247—305, 1923.

Eckstein, K., Der Buchenrotschwanz (*Dasychira pudibunda* L.). Anz. f. Schädlingsk. **9**, 52—54, 1933.

Eidmann, H., Der Kiefernspanner in Bayern im Jahre 1925 mit besonderer Berücksichtigung des Parasitenproblems. Zeitschr. f. angew. Entom. **12**, 51—90, 1927.

— — Beobachtungen im bayrischen Forleulengebiet. Anz. f. Schädlingsk. **6**, 129 bis 135, 1930.

— — Untersuchungen über Herdtheorie und Überflug. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **5**, 28—34, 1934.

— — Der tropische Regenwald als Lebensraum. Kolonialforstl. Mitt. **5**, 91—147, 1942.

— — Zur Ökologie der Tierwelt des afrikanischen Regenwaldes. Beitr. z. Kolonialforsch. **2**, 25—45, 1943.

Engel, H., Beiträge zur Biologie des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.). Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **10**, 51—64, 1939.

— — Über die Bevölkerungsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) in verschiedenen Bestandstypen. Zeitschr. f. angew. Entom. **29**, 116—163, 1942.

Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. II. 663 S. Berlin 1932.

— — Die Forstinsekten Mitteleuropas. V. 746 S. Berlin 1942.

v. Finck, E., Untersuchungen über die Lebensweise der Tachine *Parasetigena segregata* Rond. (= *Phorocera agilis* R. D.) in der Rominter Heide (1935) sowie einige Beobachtungen über Schlupfwespen. Die Nonne in Ostpreußen (1933 bis 1937). Monogr. z. angew. Entom. Nr. 15, 279—318. Berlin 1942.

Fischer, K. R., Der Kieferntriebwickler *Evetria* (*Rhyacionia*) *buoliana* Schiff. als forstlicher Großschädling im bäuerlichen Waldbesitz Nordwestdeutschlands. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **12**, 219—276, 1941.

Franz, J., Phasenwechsel und Massenwechsel bei Wanderheuschrecken. Ein Sammelbericht über neueres Schrifttum. Zeitschr. f. angew. Entom. **26**, 664 bis 673, 1939.

Friederichs, K., Die Bedeutung der Biozönosen für den Pflanzenschutz gegen Tiere. Zeitschr. f. angew. Entom. **12**, 385—411, 1927.

— — Zur Ökologie des Kohlweißlings (*Pieris brassicae*). Zeitschr. f. angew. Entom. **18**, 568—581, 1931.

— — Kiefernspanner und Parasiten nach der Gradation. Zeitschr. f. angew. Entom. **19**, 130—143, 1932.

— — Warum werden die Kiefernwälder und ihre Teile in ungleichem Maße von Raupen heimgesucht? Forstl. Wochenschr. Silva **22**, 49—51, 1934.

— —, Schaerffenberg, B. und Sturm, H., Über die Feinde des Kiefernspanners, mit Berücksichtigung des Mischwaldes. Zeitschr. f. angew. Entom. **27**, 621—641, 1940.

Gäbler, H., Milbe als Eiparasit des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). Nachrichtenbl. f. d. deutsch. Pflanzenschutzd. **27**, 113—115, 1947.

Göpfert, E., Zur Kenntnis einiger Raupenparasiten der Forleule, insbesondere der Tachine *Ernestia rudis* Fall. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **5**, 102 bis 131, 1934.

GÖSSWALD, K., Physiologische Untersuchungen über die Einwirkung ökologischer Faktoren, besonders Temperatur und Luftfeuchtigkeit, auf die Entwicklung von *Diprion* (*Lophyrus*) *pini* L. zur Feststellung der Ursachen des Massenwechsels. Zeitschr. f. angew. Entom. **22**, 331—384, 1936.

GYÖRFI, J., Die Bedeutung der ungleichaltrigen Mischbestände für den Forstschutz. Erdészeti Kísérletek **47**, 109—132, 1947.

HÄRDTL, H., Über die Lebensweise der *Lyda stellata* als Grundlage einer Bekämpfung. Zeitschr. f. angew. Entom. **30**, 163—223, 1944.

HASE, A., Weitere Versuche zur Frage der biologischen Bekämpfung von Mehlmotten mit Hilfe von Schlupfwespen. Arb. a. d. Biol. Reichsanst. **14**, 163—169, 19 5.

— — Versuche und Untersuchungen zur Epidemiologie des Maiszünslers (*Pyrausta nubilalis* Hbn.) in den Jahren 1927 und 1928. Zeitschr. f. angew. Entom. **17**, 1—52, 345—385, 1931.

HEIKERTINGER, F., Exakte Mimikryforschung und angewandte Entomologie. Zeitschr. f. angew. Entom. **26**, 608—623, 1939.

— — Eine Erwiderung an die Gegner der exakten Mimikryforschung unter Zugrundelegung von STEINIGERS Kritik. Zeitschr. f. ang. Entom. **29**, 347—365, 19 2.

HEROLD, W., Zur Kenntnis von *Agrotis segetum* Schiff. (Saateule). II. Die herangewachsene Raupe. Zeitschr. f. angew. Entom. **6**, 302—329, 1920.

HOUTERMANS, P., Untersuchungen über die Verteilung der Puppen des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) im Bestande. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **10**, 75—95, 1939.

GIEYSZTOR, M. und PAWŁOWICZ, J., Beobachtungen über das Massenauftreten von *Erannis-* und *Operophthera*-Arten (Lep.) in einem Eichenwalde der Oberförsterei Rogów (Polen). Polsk. Pismo Entom. **16/17**, 16—36, 1937/38.

HUNDERTMARK, A., Verbreitungsmöglichkeiten der Nonne *Lymantria monacha* L. durch die Eiraupen. Zeitschr. f. angew. Entom. **24**, 118—128, 1938.

JANISCH, E., Der Massenwechsel der Insekten als biologisches Problem. Anz. f. Schädlingsk. **18**, 13—15, 1942.

KNOCHE, E., Die biologische Bekämpfungsmethode als Kampfmittel gegen Forstinsekten. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. **53**, 644—663, 728—750, 1921.

— — Einige Bemerkungen über *Microgaster solitarius* Ratz. als Nonnenfeind. Nachrichtenbl. f. d. deutsch. Pflanzenschutzd. **6**, 52—53, 1926.

KOMÁREK, J., Kritisches Wort über die Bedeutung der Insektenparasiten der Nonne. Zeitschr. f. angew. Entom. **24**, 95—117, 1938.

KRAMLINGER, F., *Dendrolimus pini* L. aus den Kiefernwäldern bei Wiener-Neustadt 1913. Wien 1913. (Ref.: Zeitschr. f. angew. Entom. **2**, 429—431, 1915.)

MARCUS, B. A., Die Entwicklung der Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) 1931 im Lorenzer Reichswald. Zeitschr. f. angew. Entom. **20**, 169—203, 1934.

MARTINI, E., Zur Terminologie in der Lehre vom Massenwechsel der Organismen. Zeitschr. f. angew. Entom. **18**, 440—459, 1931.

MELL, R. und HEINRICH, G., Beiträge zur Fauna sinica IX. Zur Biologie und Systematik der südchinesischen *Ichneumoninae* Ashm. (Fam. *Ichneumonidae* Hym.). Zeitschr. f. angew. Entom. **18**, 371—403, 1931.

MEYER, E., Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung der Forleule. Zeitschr. f. angew. Entom. **18**, 1—56, 1931.

MORRIS, K. R. S. and CAMERON, E., The biology of *Microplectron fuscipennis* Zett. (*Chalcid.*), a parasite of the pine sawfly *Diprion sertifer* Geoffr. Bull. Entom. Res. **26**, 407—418, 1935. (Ref.: Anz. f. Schädlingsk. **14**, 58—59, 1938.)

MORS, H., a) Die Entwicklung der Nonne im Freiland unter besonderer Berücksichtigung des Klimas und der Fraßpflanze. Die Nonne in Ostpreußen (1933 bis 1937). Monogr. z. angew. Entom. Nr. 15, 42—93. Berlin 1942.

— — b) Aktivität und Fraß der Nonnenraupe in den verschiedenen Jahren ihrer Massenvermehrung. Ebenda 126—175.

— — c) Der Nonnenfalter während einer Massenvermehrung. Ebenda 176—206.

NICHOLSON, A. J., The balance of animal populations. Journ. Anim. Ecology **2**, 132—178, 1933.

Niklas, O. F., a) Zum Massenwechsel der Tachine *Parasetigena segregata* Rond. (*Phorocera agilis* R.-D.) in der Rominter Heide. Die Nonne in Ostpreußen (1933—1937). Monogr. z. angew. Entom. Nr. 15, 319—358. Berlin 1942.
— — b) Die Lebensweise der Raupenfliege *Parasetigena segregata* Rond. in der Rominter Heide im Hinblick auf eine biologische Bekämpfung der Nonne. Ebenda 359—388.
— — c) Schlupfwespen und Nonne in der Rominter Heide 1933—1936. Ebenda 389—404.
— — Zur Lebensweise der kleinen Fichtenblattwespe *Lygaeonematus abietinus* Htg. (= *Lyg. pini* Ratz.) in verschiedenen Bestandsformen des Forstamtes Eichwald, Ostpreußen. Zeitschr. f. angew. Entom. **30**, 224—251, 1944.
Palmgren, P., Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. Acta Zool. Fenn. **6**, 51 S., 1928.
Prell, H., Zur Biologie der Tachinen *Parasetigena segregata* Rond. und *Panzeria rudis* Fall. Zeitschr. f. angew. Entom. **2**, 57—148, 1915.
Rebel, Nonnenvermehrung im Hofoldinger Forst 1899—1902. Zeitschr. f. angew. Entom. **7**, 311—333, 1921.
Salt, G., Experimental studies in insect parasitism. VI. Host suitability. Bull. Entom. Res. **29**, 223—246, 1938. (Ref.: Rev. Appl. Entom. Ser. A, **27**, 35, 1939.)
Schimitschek, E., Die Übervermehrung von *Diprion pini* L. im westslowakischen Kieferngebiet. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz **51**, 257—278, 1941.
— — Untersuchungen über Parasitenreihen. Mitt. Herm.-Göring-Akad. d. Deutsch. Forstwirtsch. **1**, 272—305, 1943.
Schneider, F., Ein Vergleich von Urwald und Monokultur in bezug auf ihre Gefährdung durch phytophage Insekten, auf Grund einiger Beobachtungen an der Ostküste von Sumatra. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. **90**, 22 S., 1939 (Sonderdruck).
Schwerdtfeger, F., a) Beobachtungen zur Phänologie der Forleule im Jahre 1933. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **5**, 34—55, 1934.
— — b) Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge. III. Untersuchungen über die Mortalität der Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) im Krisenjahr einer Epidemie. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **5**, 417—474, 1934.
— — Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Zeitschr. f. angew. Entom. **28**, 254—303, 1941.
— — Über Herdtheorie und Massenwechsel der Insekten. Anz. f. Schädlingsk. **18**, 121—124, 1942.
— — Die Waldkrankheiten. Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes. 479 S. Berlin 1944.
— — Die Ursachen von Borkenkäferepidemien in Fichtenwäldern. Zeitschr. f. Weltforstwirtsch. **12**, 57—61, 1948.
Sedlaczek, W., Die Ethologie der Tierwelt des Buchenwaldes. Zentralbl. f. d. ges. Forstw. **41**, 78 S., 1915 (Sonderdruck).
— — und Kubelka, Über das Auftreten der Forleule (*Panolis griseovariegata* Goeze) im Jahre 1913 in Nordböhmen. 13 S. Wien 1914. (Ref.: Zeitschr. f. angew. Entom. **2**, 251—253, 1915.)
Seitner, M., Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähnigen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. in Oberösterreich und Steiermark in den Jahren 1921 bis einschließlich 1923. Zentralbl. f. d. ges. Forstw. **50**, 2 bis 23, 1924.
Steiner, P., Zur Kenntnis der Parasiten des Kiefernspanners. Zeitschr. f. angew. Entom. **17**, 601—630, 1931.
Steiniger, F., Eine Kritik an der exakten Mimikryforschung Heikertingers. Zeitschr. f. angew. Entom. **29**, 329—346, 1942.
Stellwaag, F., Der Baumweißling *Aporia crataegi* L. Zeitschr. f. angew. Entom. **10**, 273—312, 1924.
Sturm, H., Untersuchungen über Buschhornblattwespen (*Diprion*). Zeitschr. f. angew. Entom. **29**, 412—442, 601—635, 1942.

24

SUBKLEW, W., Untersuchungen über die Bevölkerungsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.). Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **10**, 10 bis 51, 1939.

SWEETMAN, H. L., The biological control of insects. 461 S. Ithaca, N. Y., 1936.

TARWID, K., O pewnych konsekwencjach niektórych nowszych badań biocenologicznych. Roczn. Ochr. Rośl. **5**, 16—23, 1938. (Ref.: Rev. Appl. Entom. Ser. A, **27**, 161, 1939.)

TELENGA, N. A., Parasiten und ihre Bedeutung in der Dynamik des Traubenwicklers (*Polychrosis botrana* Schiff.). Anz. f. Schädlingsk. **10**, 101—106, 1934.

THALENHORST, W., a) Zur Biologie des Kiefernspannerparasiten *Ichneumon nigritarius* Grav. Zeitschr. f. angew. Entom. **26**, 185—208, 1939.

— — b) Über das Auftreten von *Ichneumon nigritarius* Grav. als Parasit des Kiefernspanners und anderer Lepidopteren. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **10**, 65—74, 1939.

— — a) Zur Prognose des Schadauftretens der Kiefernbuschhornblattwespe (*Diprion pini* L.). Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. **73**, 201—246, 1941.

— — b) Die Temperatur-Entwicklungsfunktion von *Microcryptus basizonius* Grav. (Hym., Ichn.). Anz. f. Schädlingsk. **17**, 41—43, 1941.

— — Der Zusammenbruch einer Massenvermehrung von *Diprion pini* L. und seine Ursachen. Zeitschr. f. angew. Entom. **29**, 367—411, 1942.

— — Über die Ursachen der Entstehung von Neuinfektionen durch den Buchdrucker. Forst u. Holz **3**, 23—25, 1948.

THIELMANN, K., Die Nematiden der Lärche, eine bionomisch, ökologisch forstwirtschaftliche Untersuchung. Zeitschr. f. angew. Entom. **25**, 169—214, 1939.

THOMPSON, W. R. and PARKER, H. L., The problem of host relations with special reference to entomophagous parasites. Parasitology **19**, 1—34, 1927. (Ref.: Rev. Appl. Entom. Ser. A. **15**, 338—339, 1928.)

TISCHLER, W., Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. 220 S. Braunschweig 1949.

TRÄGÅRDH, I., Entomologiska analyser av torkande träd. Medd. Stat. Skogsförsöksanst. **23**, 191—216, 1927.

VIETINGHOFF-RIESCH, A. FRHR. v., Das Verhalten paläarktischer Vögel gegenüber den wichtigeren forstschädlichen Insekten. Biozönologische Studien. Zeitschr. f. angew. Entom. **10**, 1—55, 327—352, 1924.

VOÛTE, A. D., Classification of factors influencing the natural growth of a population of insects. Acta Biotheor. **7**, 99—116, 1943.

— — Regulations of the density of the insect-populations in virgin-forests and cultivated woods. Arch. Néerland. Zool. **7**, 435—470, 1946.

WELLENSTEIN, G., Die biologische Bekämpfung der Forleule durch den Eiparasiten *Trichogramma minutum* Riley. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **5**, 153 bis 185, 1934.

— —, Zum Massenwechsel der Nonne. Die Nonne in Ostpreußen (1933—1937). Monogr. z. angew. Entom. Nr. 15, 207—278. Berlin 1942.

WELLMER, W., Beitrag zur Kenntnis der Kohlschabe *Plutella maculipennis* (Curtis). 93 S. Diss. Bonn 1937.

WOLFF, M., Der Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.). Versuch einer forstzoologischen Monographie usw. 290 S. Berlin 1913. (Ref.: Zeitschr. f. angew. Entom. **2**, 248—251, 1915.)

— — und KRAUSSE, A., Zur Vogelschutzfrage. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. **54**, 616—636, 1922.

ZWÖLFER, W., Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kieferneule, *Panolis flammea* Schiff. Zeitschr. f. angew. Entom. **17**, 475 bis 562, 1931.

— — Beiträge zur Kenntnis der Schädlingsfauna Kleinasiens II. Über die Beziehungen der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* Put. zu biotischen Umweltfaktoren. (Nebst Bemerkungen über deren praktische Verwendbarkeit.) Zeitschr. f. angew. Entom. **19**, 161—187, 1932.

Die Wirkung einiger Kontaktgifte auf Nonnenraupen im klimatischen Optimum[1]

Von

Werner Steudel

Mit 14 Abbildungen

Inhalt:

1. Einleitung. — 2. Material und Methode. — 3. Die unmittelbare Giftwirkung. a) Giftmenge und Absterbezeit. b) Giftwirkung und Individualitätsproblem. c) Giftempfindlichkeit und Vorfutter. — 4. Die Nachwirkungen der Vergiftung. a) Die Entwicklung des Stadiums nach der Vergiftung. b) Die späteren Häutungen und die Endstadien. c) Sterblichkeit. d) Vermehrung. — 5. Die Beziehungen zwischen unmittelbarer Giftwirkung und den Spätschäden bei den Überlebenden. — 6. Zusammenfassung. — 7. Schrifttum.

1. Einleitung

Auf allen Gebieten der angewandten Biologie spielt das Problem der Bekämpfung von Organismen, die das Leben des Menschen und seiner Umwelt gefährden, eine bedeutende Rolle. Überall da, wo sich schädigende Lebewesen infolge günstiger Vermehrungsbedingungen massenhaft ausbreiten, wird versucht, die Überzahl der schädlichen Individuen durch Anwendung von spezifischen Giften zu vernichten. Der Zweck solcher Maßnahmen ist immer der gleiche: Erhaltung des Lebens und der zum Leben notwendigen Güter und Einrichtungen. Aus diesem Grunde ist auch die Einstellung zu den Giften verschieden, je nachdem, ob das Leben selbst vor der Vernichtung geschützt werden soll oder ob es sich um die Erhaltung von Sachwerten oder Kulturgütern handelt. Im erstgenannten Fall, hauptsächlich bei der Bekämpfung von Ekto- und Entoparasiten, ist es immer wichtig, die Wirkungen der Gifte und Drogen auf den Wirtsorganismus und die Wechselbeziehungen zwischen der Giftwirkung auf Parasit und Wirt kennenzulernen. Deswegen ist auf medizinischem und veterinärmedizinischem Gebiet unendlich viel über die spezifischen Wirkungen der einzelnen Gifte gearbeitet worden. Im Pflanzenschutz standen dagegen meistens andere Erwägungen im Vordergrund. Zunächst war es wichtig, chemische Körper ausfindig zu machen, die unter weitgehender Schonung der zu schützenden Pflanzen eine möglichst vernichtende Wirkung auf die Pflanzenschädlinge selbst

[1]) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Aus der Dienststelle für Forstliche Zoologie der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem (Leiter: Oberregierungsrat Dr. E. Janisch).

ausübten. Deshalb war es das Ziel der meisten entomologisch-toxikologischen Arbeiten, die *Dosis minima letalis* für die einzelnen Gifte zu bestimmen und die so gewonnenen Erfahrungen auf das Freiland zu übertragen. Hier standen dann natürlich bekämpfungstechnische Probleme im Vordergrund, so daß die Bearbeitung der spezifischen Wirkungen auf den Schädling selbst in toxikologischer und physiologischer Hinsicht weniger wichtig erscheinen mußte. Das Ziel galt als erreicht, wenn der möglichst störungsfreie und schnelle Schutz der Pflanzengemeinschaft durch hochprozentige Abtötung der Schädlinge geglückt war.

Vom ökologischen Standpunkt allerdings ist die Frage nach den Wirkungen der einzelnen Gifte von allergrößtem Interesse. Keine großangelegte Bekämpfungsaktion führt zu vollständiger Vernichtung der bekämpften Art, da immer ein gewisser Teil der Population der Bekämpfung entgeht oder nur mit subletalen Dosen des Bekämpfungsmittels in Berührung kommt. Es bleiben also immer eine gewisse Anzahl von Individuen übrig, die eine Vergiftung überstanden haben und nun für die erneute Vermehrung der Art sorgen. Zahlreiche Fälle sind bekannt geworden, wo sich besonders bei Arten mit schneller Generationenfolge giftunempfindliche Stämme bilden. Bei der weitverbreiteten regelmäßigen Anwendung einiger Gifte im Pflanzenschutz hat dementsprechend die Frage nach der auslesenden Wirkung der Bekämpfungsmittel schon immer großes Interesse gefunden, obwohl größere experimentelle Arbeiten bisher kaum vorliegen.

Aber auch von rein physiologischer Seite erscheint eine Untersuchung subletal begifteter Populationen sehr erwünscht. Die Arbeiten über die Grundlagen des Massenwechsels, wie sie in den letzten 2 Jahrzehnten, insbesondere von JANISCH und ZWÖLFER durchgeführt wurden, haben gezeigt, in welch gesetzmäßiger Weise die Entwicklung einer Tierart von den Umweltfaktoren abhängt und wie selbst kurzfristig einwirkende Schadfaktoren genau bestimmbare Reaktionen zur Folge haben, die sich im Experiment bis weit in das spätere Leben der Populationen nachweisen lassen. Die grundsätzliche Übereinstimmung der Faktoren bezüglich ihrer Wirkungen, seien sie klimatischer, ernährungsphysiologischer oder parasitärer Art, ist bei diesen Untersuchungen immer wieder bewiesen worden. So kam es zur Aufstellung des Begriffs vom Optimum, das ist die Zusammenstellung der Bedingungen, unter denen einer Art die größte Vermehrung möglich ist. Vom theoretischen Standpunkt aus betrachtet, ist es gleichgültig, ob dann ein nichtoptimaler Faktor, der die Population schädigt, „natürlicher" Art im oben dargestellten Sinne ist, oder ob die Schädigung durch eine Vergiftung bewußt bezweckt wird. Der Unterschied besteht in der Hauptsache darin, daß Gifte sehr rasch wirkende Faktoren darstellen, während die natürlichen Faktoren langsamer zu demselben Ziel, einer Dezimierung der Art führen. Im einzelnen sind diese Fragen noch wenig untersucht. Es steht aber zu erwarten, daß das Experiment die Übereinstimmung der Reaktionen auf Umwelteinflüsse und künstliche Schädigung durch Gifte

ergeben wird. Darauf hat auch schon JANISCH (1939) bei der Bearbeitung eines Giftes als Dauerschadfaktor in Pilzkulturen hingewiesen.

Im Rahmen der erörterten Fragestellung habe ich daher die Wirkung subletaler Dosen einiger Kontaktgifte auf Nonnenraupen untersucht. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich nur mit den im klimatischen Optimum (22° C, 100% relative Luftfeuchtigkeit) gewonnenen Ergebnissen. Nach JANISCH (1938) liegt das genaue klimatische Optimum der Nonne allerdings bei 21,8 C und 98% relativer Luftfeuchtigkeit, doch ist die Abweichung so gering, daß die Ergebnisse als annähernd im klimatischen Optimum gewonnen gelten dürfen.

Soweit bisher Veröffentlichungen über die Wirkung subletaler Giftdosen auf Pflanzenschädlinge vorliegen, handelt es sich um Beobachtungen anläßlich von Bekämpfungsversuchen in der Praxis oder um Teiluntersuchungen, die sich auf bestimmte Lebensäußerungen beschränkten. Seitdem MOREAU und VINET bei ihren Versuchen zur Bekämpfung des Traubenwicklers mit verschiedenen Mitteln die entwicklungshemmende und vermehrungsschädigende Wirkung arsenhaltiger Präparate im Gegensatz zum Nikotin feststellten, ist dieser Befund — Erhöhung der Sterblichkeit, Entwicklungsverzögerung, hohe Mortalität der Eier überlebender Imagines — von vielen Autoren für mancherlei Arten bestätigt worden (SPEYER, 1925; KALANDADZE, 1928; VÖLKEL, 1929; FRIEDRICHS und STEINER, 1930; GÖRNITZ, 1933; WELLENSTEIN, 1942). Diese Beobachtung ist also richtig, wenn auch eine genaue Analyse durch das physiologische Experiment noch fehlt und somit nicht feststeht, ob es sich bei dieser Erscheinung um eine unmittelbare Dauerschädigung durch das aufgenommene Arsen oder um eine Nachwirkung infolge allgemeiner Verschlechterung der physiologischen Konstitution handelt, hervorgerufen durch eine zeitlich begrenzte Schadwirkung des Giftes mit Folgeerscheinungen, wie sie etwa bei einem kurzfristigen Einwirken schädigender Temperaturen entstehen (HACKBARTH, 1939).

Die Kontaktgifte sind auf Spätwirkungen noch weniger untersucht. Eine Reihe von Autoren hat im Rahmen anderer Arbeiten Beobachtungen über Spätwirkungen von Kontaktgiften gemacht, die sich hauptsächlich auf die Vermehrungsfähigkeit von Imagines beziehen, die in späten Larvenstadien eine Vergiftung überstanden haben. GÖSSWALD (1934) findet eine Verminderung der Zahl der Nachkommen verschiedener Forstschädlinge nach Vergiftung mit dem Pyrethrumgift „Dusturan" nur dann, wenn die Vergiftung im letzten Stadium vor der Verpuppung erfolgte. Die Länge der Puppenruhe spielt nach diesem Autor eine entscheidende Rolle. KLINGER (1936) findet ebenfalls bei Behandlung älterer Larven mit Pyrethrum- und Derrismitteln Spätwirkungen bis in das Puppenstadium. Nach ihm hat eine Derrisvergiftung größere Spätwirkungen zur Folge als Pyrethrum. Empfindlichere Arten zeigen auch größere Spätschäden. Ähnliche Beobachtungen teilt THALENHORST (1937) mit. Über das so wichtige Kontaktgift Dinitro-o-kresol liegen mit Ausnahme einiger Freilandbeobachtungen keine Untersuchungen vor. Nach MÜLLER (1939) soll auch eine Behandlung mit diesem Gift Spätwirkungen zur Folge haben. WELLENSTEIN (1942) konnte diesen Befund in seinen Freilanduntersuchungen allerdings nicht bestätigen.

Das Ziel dieser Arbeit muß nach diesen Darlegungen also sein, die Stellung der Kontaktgifte im Rahmen der das Leben schädigenden Faktoren zu finden und das Verhalten von Tieren, die eine Vergiftung überstanden haben, unter optimalen Lebensbedingungen mit ungeschädigten zu vergleichen.

2. Material und Methode

Als Ausgangsmaterial dienten Nonneneier, die frisch eingefangene Falter im Labor in großen Gefäßen abgelegt hatten. Die Falter stammten

von kleineren Fraßherden in der weiteren Umgebung von Berlin. Das anfallende Eimaterial wurde zur Vereinheitlichung gut gemischt und in der von JANISCH angegebenen Weise in einer Klimakammer bei etwa $+4^{\circ}$ C überwintert. Bereits im Januar schlüpften dann genügende Mengen von Jungraupen, wenn auch erst nach längerer Zeit und mit recht großer Variationsbreite der Schlüpfdauer. Im Frühling begann das Schlüpfen durchschnittlich 4 Tage nach Aufstellen der Eier in einer Klimakammer von 22° C und war in wenigen Tagen zu mehr als 90 % vollzogen. Vor dem Ansetzen der Eier wurden diese nach der Methode von JANISCH in 2 % KOH desinfiziert, um das Auftreten von Polyedrie möglichst zu verhindern. Das gelang allerdings nicht in allen Versuchen. Nach neueren Ergebnissen (ROEGNER-AUST, 1947) findet die Übertragung dieser Viruskrankheit auch durch Elementarkörperchen im Ei selbst statt, so daß der äußerlichen Desinfektion der Eier mit Alkalien nur ein sehr bedingter Wert zuerkannt werden kann.

Die Aufzucht der Stammzuchten und der Versuchspopulationen erfolgte in den Zuchtschalen von JANISCH. Für ältere Stadien wurden, wie von ihm beschrieben, statt der flachen Petrischalen 5 cm hohe Kristallisierschalen benutzt. Sämtliche hier ausgewerteten Versuche wurden in einer Temperaturkammer mit konstant 22° C über H_2O in den Zuchtschalen, also 100 % relativer Luftfeuchtigkeit durchgeführt.

Während die klimatischen Bedingungen der Aufzucht von Nonnenraupen schon länger bekannt sind, sind über den Einfluß der Nahrung erst neuerdings eingehende Untersuchungen veröffentlicht worden (SATTLER, 1939; MAYER, 1940). Es liegt auf der Hand, daß gerade die Wahl eines geeigneten Futters von fundamentaler Bedeutung für die Vergleichbarkeit der sich über mehrere Monate hinziehenden Versuche sein mußte. Auf Grund der Ergebnisse von MAYER kam für die Stammzuchten nur ein Futter in Frage, welches keine Schädigung der Zuchten im Laufe der mehrmonatigen Versuchsperiode durch mechanische Faktoren verursachte, mit anderen Worten, ein für die Nonne günstiger, ständig nachtreibender Laubbaum. Als solcher stand auf dem Versuchsfeld der Biologischen Reichsanstalt besonders die Hainbuche in ausreichender Menge zur Verfügung und wurde auch im ersten Versuchsjahr in großem Umfange verwendet. Im Laufe des Juni zeigte sich aber eine immer größer werdende Sterblichkeit in den Stammzuchten, verbunden mit einer großen Verzögerung der Entwicklung und Zunahme der Variationsbreite der Häutung. In Abb. 1 a sind die diesbezüglichen Erfahrungen auszugsweise an der zweiten Häutung dargestellt. Jede Kurve stellt die Häutung einer Stammzucht dar. Die Tage des Ansetzens der einzelnen Stammzuchten sowie die Sterblichkeit bis zum Abbrechen derselben sind aus der Zusammenstellung neben der Kurvenschar zu entnehmen. Das Ende der Kurven mitten im Bild hat seinen Grund darin, daß die Stammzuchten, denen keine genügend große Zahl von frisch gehäuteten Raupen des Stadiums III entnommen werden konnten,

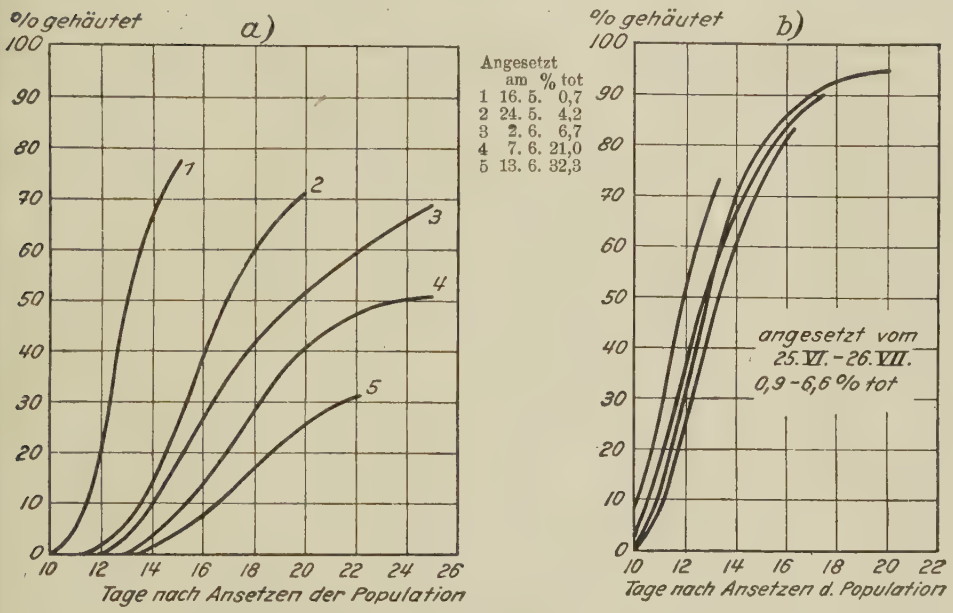

Abb. 1. Nonne; 2. Häutung der Anzuchten
a) Hainbuche b) Eiche

aus Gründen der Zeitersparnis abgebrochen werden mußten. Trotzdem zeigen die Resultate, daß die im Laufe des Juni nachtreibenden Blätter der Hainbuche als Nahrung für die ersten Stadien immer ungeeigneter werden. Für vergleichende Untersuchungen muß daher Hainbuche trotz ihres nach den Ergebnissen MAYERS recht günstig erscheinenden Futterwertes abgelehnt werden. Die späteren Stammzuchten der ersten Versuchsjahres wurden daraufhin mit Eiche gefüttert. Wie aus Abb. 1 b zu entnehmen ist, treten bei Fütterung mit Eiche bis weit in den Juli hinein — zu dieser Zeit wurden alle nachtreibenden Blätter sehr stark von Eichenmehltau befallen und schieden deshalb aus — keine Häutungsverzögerungen und Erhöhungen der Variationsbreite der Entwicklungsgeschwindigkeit auf und auch die Sterblichkeit bleibt ganz unerheblich; sie fällt überhaupt nicht ins Gewicht, da es sich bei jeder Stammzucht um Hunderte von Jungraupen handelte. Auch im zweiten Versuchsjahr wurden alle Stammzuchten ohne Störungen an Eiche herangezogen. Im Winter angesetzte Stammzuchten wurden nach JANISCH mit geschälten Eicheln ernährt.

Zur Ernährung der älteren Stadien war zunächst der Einfachheit halber Fütterung mit Kiefernnadeln vorgesehen. Bei der Bearbeitung der Ergebnisse des ersten Versuchsjahres zeigte sich jedoch, daß eine Aufzucht der Versuchstiere vom III. Stadium mit Kiefernnadeln ohne durch das Futter bedingte Sterblichkeit und große Variationsbreite der Entwicklung nicht möglich war. Auch die erzielten Eizahlen waren sehr niedrig. Im zweiten Versuchsjahr wurden daher auch alle Versuchs-

populationen mit Eichentrieben bis zur Verpuppung gefüttert. Alle Zuchten und Versuche wurden mindestens einmal täglich mit frischem Laub gefüttert. Zur Frischerhaltung kamen die Triebe in kleine, mit Wasser gefüllte Glasröhrchen, die mit Plastilin abgedichtet waren.

Die Versuche wurden vorwiegend mit Raupen des III. Stadiums durchgeführt, die sich innerhalb von 24 Stunden gehäutet hatten; vergleichsweise wurden auch Eiraupen mit einer Schlüpfvariationsbreite von 24 Stunden herangezogen. In allen Versuchspopulationen betrug demnach die Anfangsvariationsbreite 24 Stunden und konnte bei der Auswertung nicht störend wirken. Im Laufe der Arbeiten erschien es wünschenswert, auch ein Endstadium in die Untersuchungen einzubeziehen. Dies war jedoch angesichts der komplizierten Verhältnisse bei den Endstadien, die von MAYER (1940) eingehend bearbeitet worden sind, neben den laufenden Versuchen unmöglich. Zur sorgfältigen Anzucht der erforderlichen großen Zahl von Raupen des V. Stadiums waren weder Zuchtschalen noch Zeit oder Platz vorhanden.

Die Vergiftung der Raupen erfolgte in der Lang-Welteschen Glocke. Um ein Emporkriechen der Tiere an den Glaswänden der Glocke zu verhindern, wurden sie zu 10—15 Stück in Petrischalen verteilt, deren Ränder mit Vaseline bestrichen waren. Bis zur vollständigen Beruhigung wurden sie unter der Glocke stehengelassen. Erst dann erfolgte die Bestäubung. Da die Reaktionen der Tiere auf die einzelnen Gifte sehr verschieden schnell erfolgten, und es lediglich auf die Erzielung bestimmter Sterblichkeitsprozente ankam, wobei die Menge des angewendeten Giftes nebensächlich war, wurde die Bestäubung 15 sec nach dem Einblasen des Giftes unterbrochen, bevor sich eine Reaktion der begifteten Raupen bemerkbar machte. Die Tiere wurden dann möglichst schnell vorsichtig mit Uhrfederstahlpinzetten aus den Petrischalen herausgehoben und in die vorbereiteten Zuchtschalen überführt. Je nach der Zahl der behandelten Raupen wurde das Herausnehmen der Tiere aus den begifteten Petrischalen von einer oder zwei Personen vorgenommen, um auch Reaktionsbewegungen der Raupen während der Zeit des Absammelns aus den begifteten Schalen zu vermeiden. Ob die schnelle Reaktion der Raupen auf manche Gifte schon eine erste Wirkung ist oder ob die Versuchstiere bei Berührung mit denselben einen unangenehmen Reiz empfinden, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden. Die in Abb. 2 niedergelegten Versuchsergebnisse machen aber doch wahrscheinlich, daß wenigstens das Dinitro-o-kresol als unangenehmer Reiz empfunden wird. Raupen, die auf Filtrierpapier von einem

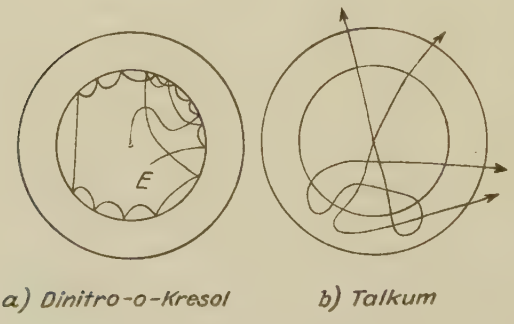

Abb. 2. (Erklärung im Text)

Giftring (25 mg/LWG) umgeben werden, erkennen den Rand der begifteten Zone, wie die Kriechspuren deutlich beweisen. Die Tiere kommen auf der inneren unbegifteten Fläche zur Ruhe, während sie im Kontrollversuch die bestäubte Fläche anstandslos überkriechen (Abb. 2b).

Als Versuchsgifte dienten je ein Handelspräparat der drei Kontaktgifte Dinitro-o-kresol, Pyrethrum und Derris, von denen feststand, daß ihre Giftwirkung nur auf einer der genannten Substanzen beruhte. Da es nicht auf eine bestimmte Menge des Giftes ankam, dieselbe vielmehr beliebig variiert werden konnte, war die Frage nach der Konzentration der benutzten Präparate nebensächlich. Im weiteren Verlauf der Ausführungen sollen daher die einzelnen Mittel lediglich als Dinitro-o-kresol, Derris und Pyrethrum bezeichnet werden.

Die Zahl der Versuchstiere wechselte je nach der beabsichtigten Giftsterblichkeit, um für die weiteren Beobachtungen immer eine genügend große Anzahl überlebender Raupen zur Verfügung zu haben. Die Zuchten wurden einmal täglich auf eingetretene Änderungen wie Tod der Versuchstiere, Häutungen usw. kontrolliert.

Bei der Darstellung der Versuchsergebnisse ist es unmöglich, die Ergebnise aller Einzelversuche zahlenmäßig zu bringen. Selbstverständlich wurden alle ausgewertet. Als Beispiele sind jeweils bezeichnende Fälle ausgewählt worden.

Im folgenden seien einige häufiger vorkommende Abkürzungen erläutert:

K = Dinitro-o-kresol
P = Pyrethrum
D = Derris
Endstadium = Letztes Stadium vor der Verpuppung
Stadien = I (Eiraupe), II, III, IV, V, VI, VII
Häutungen = 1., 2., 3., 4., 5., 6. Häutung
LWG = Lang-Weltesche Glocke

3. Die unmittelbare Giftwirkung

a) Giftmenge und Absterbezeit

Von zahlreichen Autoren wurden Giftwertbestimmungen mit den untersuchten Kontaktgiften durchgeführt. Durch die in den letzten Jahren erfolgte Weiterentwicklung der Kontaktgifte von seiten der chemischen Industrie ist die Frage der Wirkung der untersuchten Gifte auf Insekten mehr in den Hintergrund getreten. Wenn trotzdem die unmittelbare Wirkung der drei Gifte auf verschiedenen Raupenstadien untersucht werden soll, dann nur aus dem Grunde, weil wir mit Janisch den Vergiftungsvorgang als einen zeitlich begrenzten Schadfaktor betrachten, dessen Einwirkung also bei subletalen Dosen — subletal in diesem Zusammenhang auf die ganze Population bezogen —, von einer Reihe von Individuen früher oder später überwunden wird. Von diesem Standpunkt aus ergibt die unmittelbare Giftwirkung beim

Vergleich von Giftmenge und Absterbezeit interessante Einblicke in die Konstitution der Populationen. Abb. 3 zeigt die unmittelbare Wirkung der drei Gifte für die Raupenstadien I und III im ersten Versuchsjahre. Erwartungsgemäß waren von dem Präparat K die geringsten Mengen erforderlich, um zu einer 100prozent. Abtötung zu kommen, wie aus der Lage der K-Kurven für die untersuchten Stadien zu entnehmen ist. Die K-Kurve des Stadiums III liegt noch weit vor der D-Kurve des Stadiums I. Schon 20 mg K-Staub in der LWG genügen, um 24 Stunden alte Raupen I zu 100 % abzutöten. Bei einer so großen Empfindlichkeit der

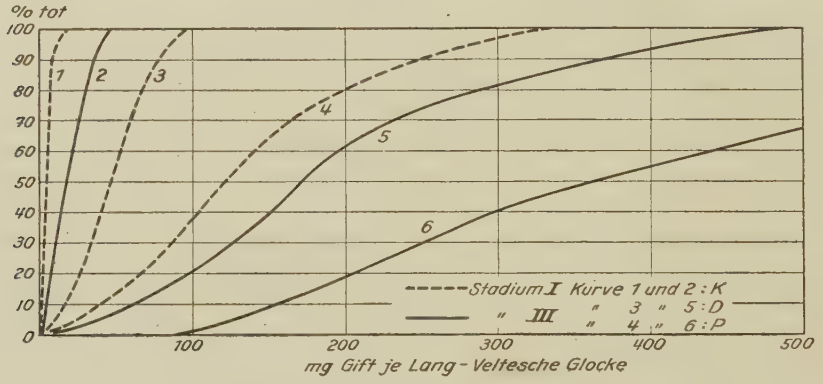

Abb. 3. Empfindlichkeit von Stadium I und III gegen Gifte

Tiere gegen dieses Gift bleibt festzustellen, inwieweit es überhaupt möglich ist, durch Arbeiten mit der LWG eine Konzentrationsempfindlichkeitskurve darzustellen. Deswegen seien in Abb. 4 die Absterbeordnungen einer Versuchsreihe dieser Art graphisch dargestellt. Nach diesen Ergebnissen genügen wenige Milligramm je LWG, um deutliche Änderungen in Form und Höhe der einzelnen Kurven hervorzurufen. Je größer aber die aufzuwendende Menge des Giftes wird und je flacher die einzelnen Empfindlichkeitskurven verlaufen, desto gleichmäßiger werden auch die Ergebnisse.

Bezüglich der Empfindlichkeit der Raupen gegen die drei Gifte ist eine Reihe K — D — P aufzustellen, wobei P am schlechtesten abgeschnitten hat. Über den praktischen Wert soll damit kein Urteil gefällt werden. Er ist längst bekannt und außerdem fehlt die Beziehung zum Giftgehalt der Präparate. Deutlich wird jedoch, daß zur Abtötung einer Population von Raupen III bei allen Giften die vierfache Menge der zur Vernichtung der Raupen I erforderlichen Substanz gebraucht wurde. Im zweiten Versuchsjahr, in dem hauptsächlich Raupen III zur Untersuchung kamen, waren merkwürdigerweise zur vollen Abtötung der Populationen die zwei- bis dreifachen Mengen von jedem Gift erforderlich (Tabelle 1). Die Entscheidung über den Grund dieser Tatsache ist nicht leicht. Man könnte zunächst an eine Abnahme der Giftigkeit der benutzten Präparate denken, doch ist es sehr unwahrscheinlich, daß bei drei chemisch so verschiedenen

Tabelle 1

Empfindlichkeitsunterschiede in den Versuchsjahren, Stadium III

K			D			P		
Sterblichkeit in %			Sterblichkeit in %			Sterblichkeit in %		
Menge mg	1938	1939	Menge mg	1938	1939	Menge mg	1938	1939
10	15	0	25	4	0	100	2	0
20	51	14,5	50	14	0	200	17	0
30	80	—	100	37	0	250	—	5
40	86	38	150	66	0	300	42	—
50	100	—	200	91	7	400	60	—
60	—	69	300	94	—	500	72	22
70	—	—	400	—	24,6	800	97	—
80	—	89	800	—	60	1000	98	25
90	—	—	1200	—	95	2000	—	51
100	—	100				3000	—	91

Körpern die Abnahme ihrer Giftigkeit so gleichmäßig vonstatten gehen sollte. Viel eher sind die Differenzen mit Konstitutionsverschiedenheiten zu erklären, die sich einmal aus dem verschiedenen Ausgangsmaterial, zum anderen aus der verschiedenen Anzucht der Populationen ergeben (siehe Abschnitt 2). Auf diesen Punkt wird später noch näher einzugehen sein.

Recht große Unterschiede bestehen auch bezüglich der Dauer des Ablaufs der Vergiftung (Abb. 4 und 5). Bei den untersuchten Stadien

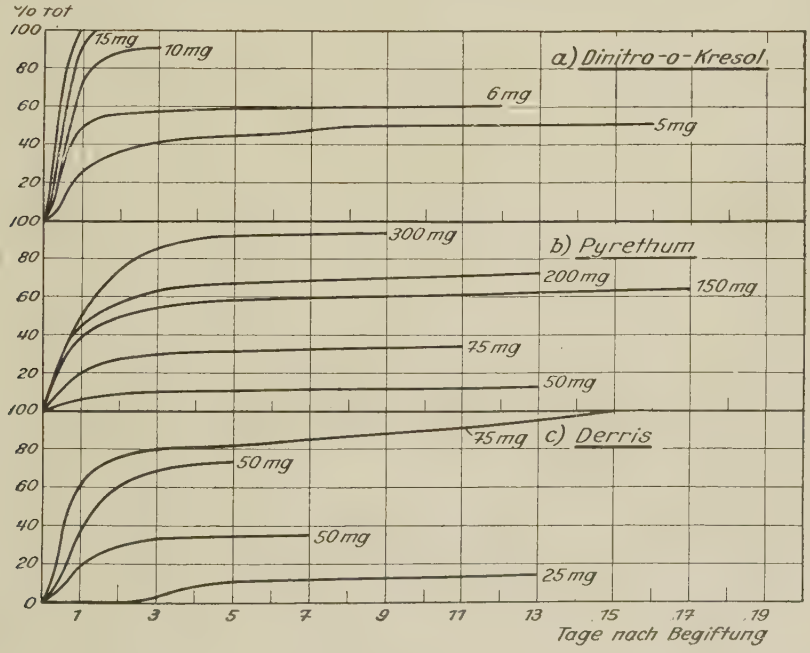

Abb. 4. Die Absterbeordnungen des Stadiums I

hat das Gift K die schnellste Wirkung gehabt. Schon bei einer Giftmenge von 5 mg/L WG sind 59 % aller Toten I am ersten Tage eingegangen; mit steigender Giftmenge nimmt die Sterblichkeit am ersten Tage nach der Vergiftung rasch zu und schon bei Anwendung von 15 mg/L WG kann die ganze Population am ersten Tage eingegangen sein. Bei Anwendung der Gifte D und P führt der Vergiftungsvorgang wesentlich langsamer zum Tode der Populationen. Für kleine Giftmengen wird dies in dem gezeigten Beispiel besonders bei D 25 mg deutlich, wo die Giftsterblichkeit in der Population erst am dritten Tage nach der Behandlung beginnt. Aber auch bei Anwendung größerer Dosen der Gifte und höherer Giftsterblichkeit erfolgt der Tod der Versuchstiere niemals zu 100 % am ersten Versuchstage, sondern zieht sich über 3—4 Tage hin; abgesehen von den Nachzüglern, auf deren Bedeutung noch in anderem Zusammenhang einzugehen ist. Die Unterschiede im zeitlichen Ablauf der Vergiftungsphase sind zwischen D und P beim Stadium I nur sehr gering. Der Versuch D 25 mg mit seiner spät einsetzenden Giftsterblichkeit läßt aber vermuten, daß die durchschnittliche Absterbezeit bei Vergiftung mit D auch beim Stadium I größer ist als bei P. Bei der Betrachtung von Absterbeordnungen des Stadiums III nach Vergiftung (Abb. 5) wird die besondere Schnelligkeit der Wirkung von K wieder sehr deutlich, denn der Vergiftungsvorgang ist im allgemeinen schon nach zwei Tagen beendet. Der größere Teil der Tiere stirbt schon am ersten Tage ab. Bei D und P hat sich das Bild gegenüber dem Stadium I wesentlich geändert. Der Begiftung

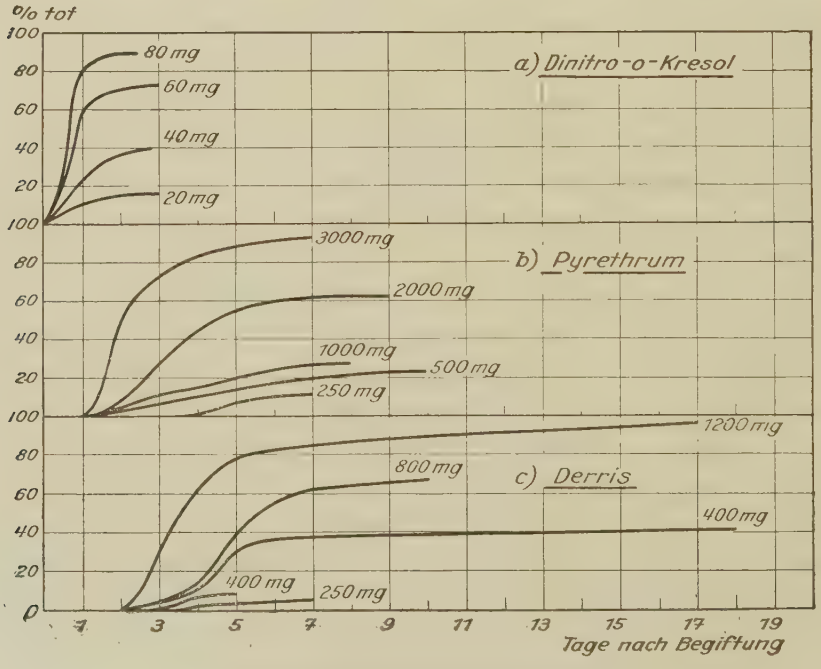

Abb. 5. Die Absterbeordnungen des Stadiums III

folgt erst eine länger dauernde Krankheitsphase, in der die Raupen gelähmt aber noch reizbar sind. Erst nach mehreren Tagen (P = 2 Tage, D = 3 Tage) sind die ersten Toten in den einzelnen Populationen festzustellen. Die Absterbeordnung kann sich dann bei P über 8, bei D über 15 Tage erstrecken. Der schon bei der Untersuchung des Stadiums I entstandene Eindruck, daß sich die Absterbeordnung nach Vergiftung mit D über einen längeren Zeitraum erstreckt, läßt sich bei dem Stadium III mit Sicherheit beweisen. Abb. 6 zeigt die aus dem Vergleich von Giftkonzentration und Absterbezeit erhaltenen Kurven. Um die störenden Spättoten auszuschalten, ist hier die Zeit verglichen, zu der 50 % aller vergleichbaren Versuche abgestorben waren. Zum Nachweis der Übereinstimmung der Ergebnisse beider Jahre sind in diesem Falle die Kurven aus den Daten des ersten Versuchsjahres berechnet worden. Wie zu erwarten, liegt die K-Kurve bei beiden Stadien zum größten Teil innerhalb der Eintaggrenze. Die Kurven für P und D überschneiden sich teilweise bei Stadium I, während sie bei Stadium III deutlich voneinander getrennt verlaufen. D erscheint als das Gift, bei dem der Vergiftungsvorgang am langsamsten zum Tode der Populationen führt. Es sei betont, daß in diesen Kurven nur solche Versuche ausgewertet wurden, in denen nicht alle Tiere dem Gift erlegen waren. Die Linien lassen sich also bei höheren Dosen noch weiterführen, und die Unterschiede würden dementsprechend geringer werden. Bei der großen Schnelligkeit der Wirkung von K wären dann allerdings häufigere Versuchskontrollen erforderlich.

Bei der Untersuchung der Konstitutionsverschiedenheiten einer Population haben Janisch und andere Autoren immer wieder auf die Bedeutung der Form der Absterbeordnungen hingewiesen. Sie entspricht in ihrer meist asymmetrischen Ausbildung nicht einer statistischen Variationskurve, son-

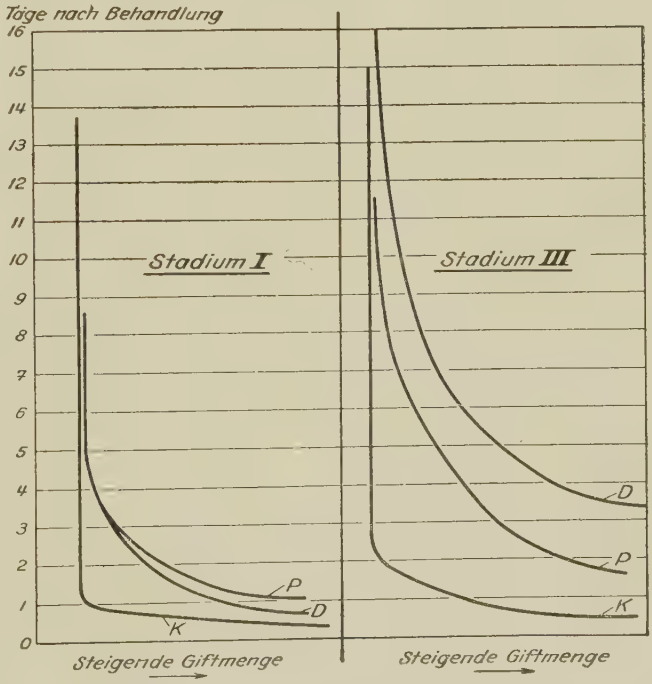

Abb. 6. Absterbezeit von 50 % vergifteten Populationen

dern läßt sich direkt als ein Bild der Zusammensetzung einer Population auf verschieden widerstandsfähigen Individuen auffassen (JANISCH, 1941). Setzt man eine Population einem zum Tode führendem Schadfaktor aus, gleich welcher Art, so werden immer zuerst die schwächsten Tiere zugrunde gehen, denen je nach ihrer Konstitution die gesünderen folgen werden. Aus diesem Grunde ist gerade das Pendeln der Absterbeordnungen, wie es in Abb. 5 zum Ausdruck kommt, besonders beweisend für die Tatsache, daß eine Vergiftung mit Kontaktgiften allen übrigen untersuchten Schadfaktoren in ihrer physiologischen Wirkung auf die Population gleichzusetzen ist. Bei kleinen Giftmengen ist die Wirkung innerhalb weniger Tage überwunden. Tiere, die sie überstanden haben, entwickeln sich weiter. Mit zunehmender Giftmenge dringt die Schädigung tiefer in die Population ein. Noch nach vielen Tagen sterben Raupen, die sich nicht mehr von der Wirkung des Giftes erholen können (Spättote). Bei steigender Giftmenge können dann auch diese Tiere schneller sterben, so daß die Absterbeordnungen im mittleren Bereich wieder kürzer werden können. Endlich werden auch die widerstandsfähigen Tiere so schwer geschädigt, daß sie sich nicht mehr erholen können und wieder kommt es zum Auftreten von Spättoten. Noch höhere Giftmengen bewirken endlich nur noch eine ständig kürzer werdende Absterbeordnung. Die Form der einzelnen Kurven hängt somit sehr von der zufälligen Zusammensetzung der Populationen ab. Bei den langsamer wirkenden Giften P und D sind diese Verhältnisse deutlicher zu erkennen als bei K, wo die Hauptwirkung schon innerhalb eines Tages beendet ist.

b) Giftwirkung und Individualitätsproblem

Aus dem geschilderten Verlauf der Absterbeordnungen verschieden stark begifteter Populationen mit ihren bezeichnenden zeitlichen Pendeln erkennt man schon mit voller Deutlichkeit die Übereinstimmung des Schadfaktors „Giftwirkung" und der übrigen früher genauer analysierten, das Raupenleben schädigenden Einflüssen natürlicher, hauptsächlich klimatischer Art. Es gilt daher zu klären, ob die von vielen Autoren übereinstimmend erwiesene physiologische Differenziertheit einer Population, wobei die Tiere mit der schnellsten Entwicklung am widerstandsfähigsten gegen Schadeinflüsse sind, sich auch bei der Vergiftung von Raupenpopulationen mit Kontaktgiften nachweisen läßt. Im Rahmen dieser Arbeit konnte diese Frage aus Raummangel nur gestreift werden, doch haben die diesbezüglichen Versuche einige wichtige Erkenntnisse gebracht. Es ist verständlich, daß ein etwa vorhandener Unterschied in der Giftempfindlichkeit der Angehörigen einer Population dann um so deutlicher erscheinen wird, wenn die Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit recht groß sind, d. h. wenn die Einwirkung des Giftes mit einem zweiten schädigenden Faktor verbunden wird. Bei der Fütterung der Anzuchten mit Eiche (Abb. 1 b) erfolgte die zweite Häutung der Anzuchten innerhalb weniger Tage. Nach MAYER (1940) ist die Eiche eine der hochwertigsten Futterpflanzen für die Nonne. Innerhalb eines weiten

Temperaturbereichs ist Anzucht ohne Sterblichkeit möglich, die Variationsbreite der Entwicklung bleibt gering und die Gesamtentwicklung der Tiere erfolgt sehr schnell. Es erschien somit untunlich, die Giftempfindlichkeitsunterschiede innerhalb der Population an mit Eiche ernährten Raupen zu untersuchen. Da die Versuche nach Abschluß der Vegetationsperiode angesetzt werden mußten, wurde als Futter Eicheln von *Quercus lanuginosa* gewählt. Von diesem Futter stand fest, daß es zwar Entwicklung bis zum Falter ermöglichte, jedoch die üblichen physiologischen Merkmale eines nicht optimalen Futters zeigte. Abb. 7 zeigt das Ergebnis eines derartigen Versuches. Die Beifigur zeigt den Verlauf der zweiten Häutung der Anzuchten mit ihrer Verzögerung und der großen Variation innerhalb der Population. Die frisch gehäuteten Raupen III wurden täglich den Zuchten entnommen, mit 100 mg D bestäubt und nun an Eicheln von *Quercus robur* weiterbeobachtet. Nach Abschluß der Vergiftungen wurden sie dann in 3 Gruppen unterteilt und für jede Gruppe die Absterbeordnung aufgestellt. Dabei ergaben sich die vermuteten Unterschiede. Die Tiere der Gruppe I (Ersthäuter) zeigen eine Sterblichkeit von 20 %, was etwa den Sterblichkeitsprozenten des ersten Versuchsjahres entspricht. Die Sterblichkeit beginnt am dritten Tage nach der Vergiftung und ist am fünften abgeschlossen. Alle Raupen, die dieses Stadium überstanden haben, bleiben am Leben und entwickeln sich zu Faltern. Auch in der zweiten Gruppe scheint die Giftsterblichkeit zunächst nicht viel über 20 % zu steigen. 5 Tage nach der Vergiftung ist die Sterblichkeit scheinbar beendet und die Häutung zum Stadium IV beginnt. Doch ein Teil der Raupen, die sich zunächst scheinbar wieder erholt hatten, gelangt nicht zur Häutung. Die Absterbeordnung beginnt am elften Tage nach der Vergiftung erneut anzusteigen, bis dann am 22. Tage die letzte Raupe III gestorben ist und im ganzen 75 % der zweiten Gruppe dem Gift erlegen sind. Alle Häuter entwickeln sich normal zu Faltern. Die Ausbildung der Absterbeordnung mit 2 Maxima ist kein Zufall, sondern an ähnlichen Fällen immer wieder beobachtet worden. Wir müssen in der Ausbildung des zweiten Kurventeils bereits eine erste Nachwirkung der Vergiftung er-

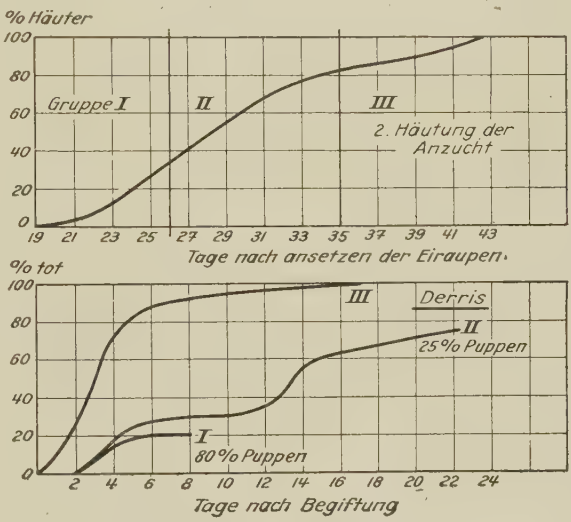

Abb. 7. Empfindlichkeitsunterschiede in der Population (Erklärung im Text)

kennen, denn ein Teil der Tiere, die sich scheinbar erholt hatten und den Fraß wieder aufnahmen, ist trotzdem nicht in der Lage, sich zu häuten und geht nach einer gewissen Zeit zugrunde. Gerade die Übereinstimmung der Kurven zwischen sehr ungünstigem Futter (MAYER, 1940) und Vergiftung (Kurve 2) zeigt, daß die Spättoten durch die Vergiftung in ihrer Konstitution geschwächt sind, denn auch an gutem Futter ist ihnen die Häutung nun unmöglich. Die weiterfortschreitende physiologische Schwächung der Population ergibt sich aus Kurve 3. Von den Tieren dieser Reihe hat keins die Vergiftung überstanden. Während bei den beiden ersten Gruppen die ersten Toten am dritten Tage gefunden wurden, sind von Gruppe 3 schon am ersten Tage 12 %, am dritten Tage 75 % der Population eingegangen. Nur etwa 10 % haben die Vergiftung scheinbar überstanden, doch sterben auch diese Tiere im Laufe der Zeit, bis am 17. Tage die ganze Population der Wirkung des Giftes erlegen ist. Die geringe Widerstandsfähigkeit dieses Populationsteils ist nicht nur aus dem 100prozent. Erfolg der Begiftung, sondern auch aus der zeitlichen Vorverlegung der ganzen Absterbeordnung zu erkennen.

Abschließend läßt sich also sagen, daß die Reaktionen einer Raupenpopulation gegen eine Vergiftung mit D nicht einheitlich ist. Bei großer Variationsbreite der Häutung, hervorgerufen durch ein nicht optimales Futter, sind die Ersthäuter am wenigsten anfällig gegen dieses Gift. Alle später zur Häutung gelangenden Tiere sind empfindlicher, und zwar um so mehr, je länger sie bis zur Häutung im Stadium II verbleiben. Zum Schluß der Häutungsperiode übersteht kein Tier mehr die Wirkung der Vergiftung. Somit bestehen in der gleichen Population Unterschiede von 70—80 % im Vergiftungserfolg, die zeitlich gestaffelt ansteigen.

Diese Ergebnisse zeigen, wie wichtig nicht nur die Auswahl eines geeigneten Futters zur Klärung der grundlegenden Fragen zwischen Raupenleben und Gift ist, sondern ergeben ebenso die große Bedeutung, die die Auswahl der Versuchstiere aus einer Population für die Vergleichbarkeit der Ergebnisse besitzt. In dem beschriebenen Falle handelte es sich zwar um ein nicht optimales Futter, bei dem die Verhältnisse besonders deutlich erscheinen. Füttert man optimal, werden die Unterschiede nicht zu groß sein; sie sind im Grunde aber vorhanden und lassen sich nur durch sorgfältige Anzucht möglichst umfangreicher Stammzuchten mit geringer Variationsbreite und durch Auswahl einer ganz bestimmten Häutungsgruppe aus der Gesamtpopulation vermeiden. In meinen Versuchen habe ich mich aus diesen Gründen auf die Häuter der ersten Tage beschränkt; sie kamen zum Versuch, sobald die tägliche Zahl von Frischhäutern für die Versuche groß genug war. Die Tiere des zweiten Teils der Häutungskurve werden nicht verwendet.

c) Giftempfindlichkeit und Vorfutter

Aus früheren Arbeiten ist bekannt, daß der Nahrungswert der einzelnen Futterarten für die Nonne ganz verschieden ist. Während Eiche, Buche und Birke bei einwandfreier mechanischer Beschaffenheit schnellste

Entwicklung und hohe Eizahlen bedingen, stellen Fichte und Kiefer Futterarten dar, die auch bei günstigster mechanischer Beschaffenheit keine ebenso schnelle und gleichmäßige Entwicklung der Raupen gestatten. Auch die Eizahl bleibt im Vergleichsversuch viel niedriger als bei den oben erwähnten Laubbäumen, obwohl gerade Fichte und Kiefer im Forst am meisten geschädigt werden. Wenn also die physiologische Konstitution der Populationen von so großem Einfluß auf ihre Empfindlichkeit gegen Kontaktgifte ist, wie im vorigen Abschnitt bewiesen wurde, muß man annehmen, daß auch bei verschiedener Fütterung der Anzuchten Unterschiede in der Giftanfälligkeit der Raupen auftreten müßten. Aus diesen Gründen wurden neben den allgemeinen Anzuchten mit Eiche im zweiten Versuchsjahr auch eine umfangreiche Anzucht mit frischen, mechanisch einwandfreien Fichtentrieben durchgeführt. Sie wurde dann in gleicher Weise wie die übrigen Tiere als 24 Stunden alte Raupen III einer Vergiftung mit den drei Kontaktgiften unterzogen. Abb. 8 zeigt die Ergebnisse des Vergleichs der beiden Vorfutter. Im ganzen wurden 24 Versuche mit je etwa 50 Raupen und den beiden Futterarten Eiche und Fichte durchgeführt. Bei allen 3 Giften liegen nun die Sterblichkeitsprozente der mit Fichte ernährten Raupen höher als bei den Eichentieren. Es kann also auch aus der Reaktion gegen die Kontaktgifte gefolgert werden, daß Eiche das bessere Futter ist, weil diese Tiere den Vergiftungsvorgang besser überstehen als die anderen. Dabei muß zunächst noch offenbleiben, ob der Grund für diese Erscheinung direkt in der physiologischen Konstitution zu suchen ist oder indirekt, indem die Eichentiere schneller gewachsen waren und demgemäß im Verhältnis zum Körpergewicht mit ihrer Oberfläche weniger Gift aufgenommen hatten. Dazu hätte es genauer Größen- und Gewichtsbestimmungen bedurft, die nicht vorgesehen waren (Wellenstein, 1942, S. 237/38). Auffällig ist der große Unterschied in den Ergebnissen bei

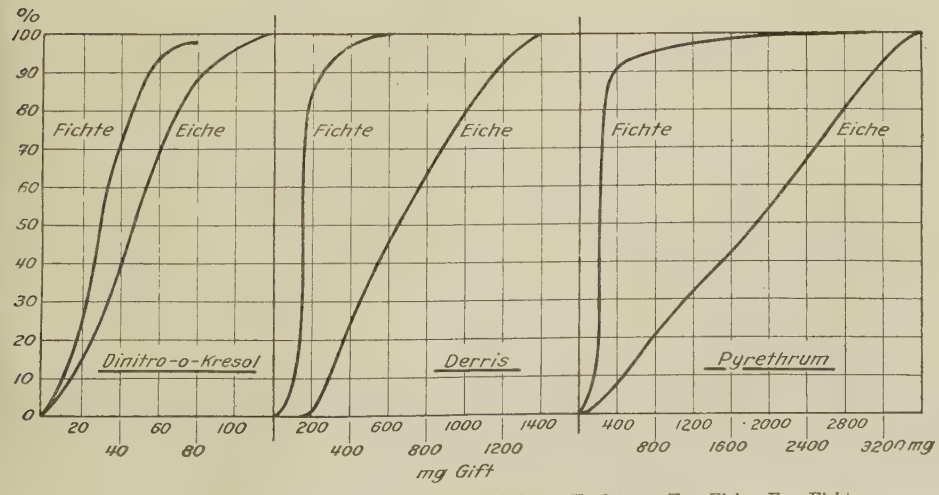

Abb. 8. Empfindlichkeitsunterschiede nach verschiedenem Vorfutter. E = Eiche, F = Fichte

den Giften P und D, während die Kurven bei K viel näher zusammen verlaufen. Wir erhalten so eine schöne Bestätigung der Ergebnisse des vorigen Abschnitts über die Empfindlichkeitsunterschiede innerhalb der Population. Während nämlich bei Eiche ständig gleichmäßig bestes Tiermaterial zur Verfügung stand, war für Fichte eine Anzucht mit etwa 800 Eiraupen angesetzt worden. Die Sterblichkeit betrug bis zur zweiten Häutung 10 %. Die Häutungsvariationsbreite war größer als die der Eichenanzuchten, so daß sich die Vergiftungsversuche mit diesen Tieren über einige Zeit hinzogen. Auch spätere Häuter mußten verwendet werden. Es wurde in der Reihenfolge K — D — P vergiftet und entsprechend der Entnahme späterer Häuter aus der Anzucht steigt die Differenz zwischen den Kurven der beiden verschiedenen Futterarten. Die einzige Erklärung ergibt sich aber aus der Tatsache, daß die Giftanfälligkeit innerhalb der Population zunimmt, je später die Tiere zur Häutung gelangen.

Um eine genaue Wertung der Beziehungen zwischen Giftempfindlichkeit und Vorfutter zu geben, bedarf es allerdings noch sehr eingehender Untersuchungen. Trotzdem kann aus den angeführten Resultaten gefolgert werden, daß auch bei den Kontaktgiften genau erfaßbare Beziehungen zwischen Konstitution, Vorleben und Giftempfindlichkeit bestehen, die sich nur klären lassen, wenn alle Versuchsbedingungen exakt bestimmbar sind und eingehalten werden können. Daß diese Voraussetzung bei einer frisches Grün fressenden Art in ganz besonderem Maße für das Futter gilt, geht aus den Darlegungen wohl mit genügender Deutlichkeit hervor.

4. Die Nachwirkungen der Vergiftung

a) Die Entwicklung des Stadiums nach der Vergiftung

Die Untersuchung der Nachwirkung einer Vergiftung hat zum Ziel, zu klären, ob das Gift eine dauernde Schädigung der Überlebenden zur Folge hat oder nicht. Im zweiten Falle ist festzustellen, wie lange die durch das Gift hervorgerufene Erkrankung der Überlebenden im weiteren Lebensablauf zu verfolgen ist und in welcher Form die physiologischen Reaktionen der Tiere durch die zeitlich begrenzte Giftwirkung verändert werden. Besonders ist in diesem Zusammenhange auf den bei den drei Giften ganz verschieden gearteten zeitlichen Ablauf der Vergiftungserscheinungen zu achten. Als erstes seien die Entwicklungsgeschwindigkeit des auf die Vergiftung folgenden Stadiums und seine Variationsbreite an Hand von Häutungskurven nach der Vergiftung untersucht.

Stadium I. Abb. 9 zeigt die Häutungskurven der Populationen, geordnet nach der Höhe der Giftsterblichkeit für die drei Gifte. Die dargestellten Versuche wurden vor der eigentlichen Versuchsperiode angesetzt und die einzelnen Populationen mit Haselpollen herangezogen. Nach MAYER (1940) ermöglicht Hasel vollständige oder doch fast vollständige Häutung der Population bei geringer Häutungsverzögerung und

größerer Variationsbreite gegenüber optimalem Futter (unbehandelter Vergleich, erste Häutung vom 9.—23. Tag = 14 Tage). Sterblichkeit trat im Vergleichsversuch nicht auf. Beim Vergleich der 3 Gifte fällt die verschieden große Streuung der Kurvenscharen auf. Aus diesem Grunde konnten auch für K nur 2 Kurven eingezeichnet werden, weil die Häutungsfolgen aller Populationen unabhängig von der Höhe der Giftsterblichkeit so nahe beieinander verlaufen, daß das Bild unübersichtlich geworden wäre. Selbst bei 93prozent. Giftsterblichkeit liegt die Häutungskurve der Überlebenden zeitlich nicht später und auch die Variationsbreite der Häutung hat den gleichen Wert. Bei den mit D und P vergifteten Populationen verlaufen dagegen die Kurven nicht ganz so gedrängt. Mit zunehmender Giftsterblichkeit erscheinen die ersten Raupen II immer später, bis schließlich bei etwa 95prozent. Giftsterblichkeit eine Verzögerung des Häutungsbeginns von 3 Tagen bei P und 4 Tagen bei D eintritt. Ebenso hat auch in den Versuchen die Variationsbreite stark zugenommen (26 Tage 45,3prozent. Giftsterblichkeit durch D gegen 13 Tage der Kontrolle). Hierauf wird später noch zurückzukommen sein. Die Überlebenden des Stadiums I haben also die Vergiftung mit K scheinbar ohne Schädigung überstanden, während sie auf die beiden anderen Gifte mit einer deutlich sichtbaren, zunehmenden Entwicklungsverzögerung reagieren. Diese Verzögerung scheint bei D größer als bei P zu sein.

Die größte Variationsbreite zeigen nicht etwa die Versuche mit größter Giftsterblichkeit, sondern die, bei denen 45—80 % der Gift-

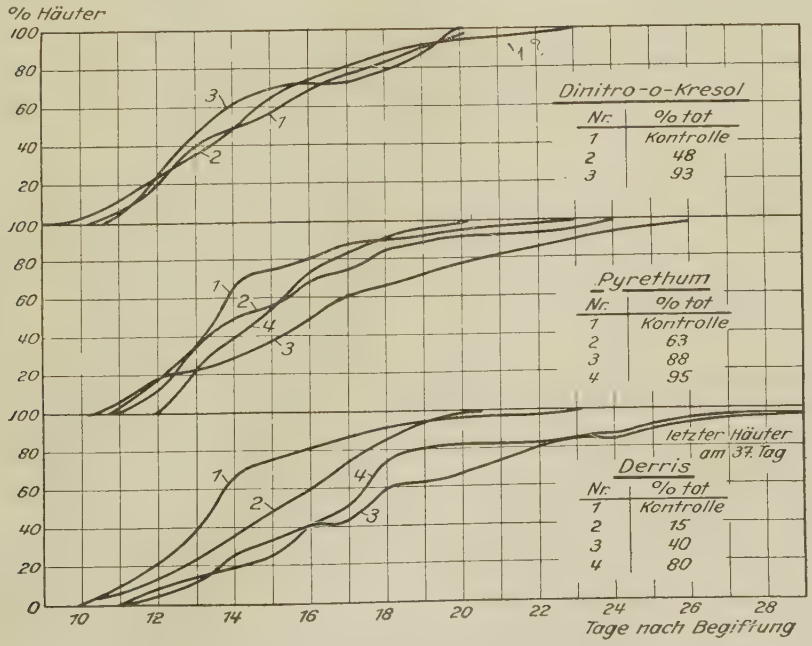

Abb. 9. Häutungsfolgen nach Vergiftung. Stadium I

wirkung erlegen sind. Die Kurven der Versuche mit höherer Giftsterblichkeit erscheinen dagegen deutlich nach vorn gerückt. Sie enden für beide Gifte schon am 21. Tage nach der Behandlung, gegenüber 23 Tagen in der unbehandelten Kontrolle.

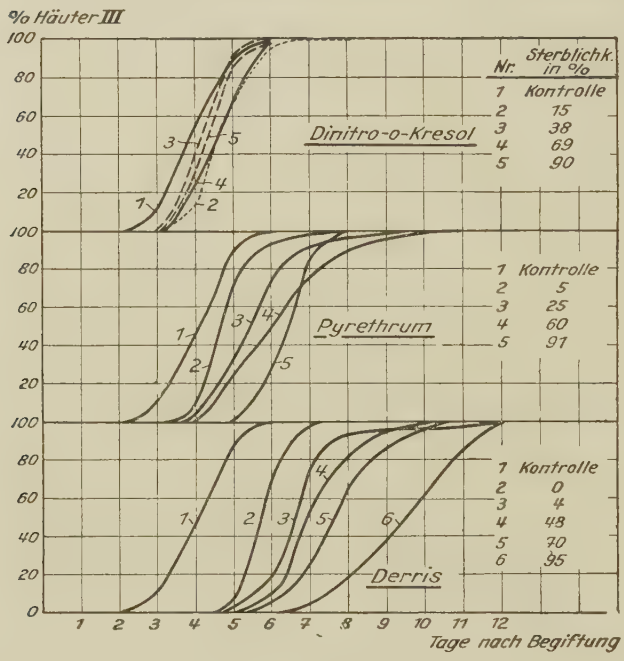

Abb. 10. Häutungsfolgen nach Vergiftung. Stadium III

Stadium III. Abb. 10 zeigt die entsprechenden Kurven der Häutung zum Stadium IV nach Vergiftung des Stadiums III. In diesen Versuchen handelt es sich um optimal an Eiche durchgezogene Tiere. Dementsprechend ist auch die Variationsbreite der Häutung bei den unbehandelten Vergleichen geringer (4 Tage). Wieder ist die verschieden große Streuung der Kurvenscharen gut zu erkennen. In allen K-Versuchen beginnt jedoch die dritte Häutung einen Tag später als im Vergleich. Mit Ausnahme des Versuchs 2 mit 15 % Giftsterblichkeit ist aber die Häutung zur gleichen Zeit — nach 6 Tagen — beendet. Auch in diesen Versuchen ist offenbar die physiologische Reaktion der Überlebenden auf die Begiftung nur sehr gering. Der Nachweis einer, wenn auch noch so geringen Häutungsverzögerung ist für die grundsätzliche Beurteilung der Giftwirkung sehr wertvoll. Von welch

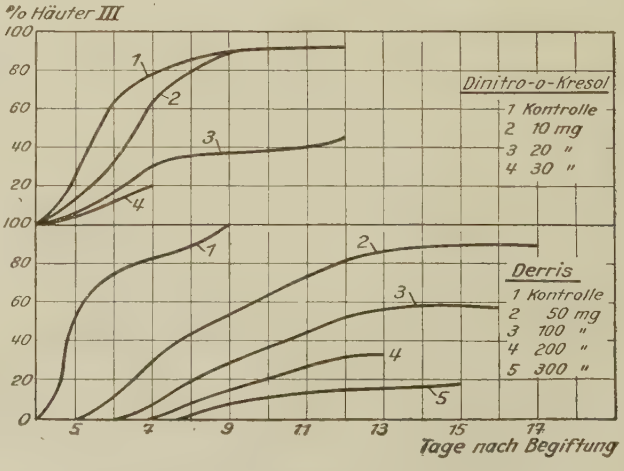

Abb. 11. Häutungsfolgen nach Vergiftung und gleichzeitigem Futterwechsel. Stadium III

großem Einfluß die Versuchsmethodik bei derartig minimalen Unterschieden ist, sei an einem zweiten Beispiel gezeigt (Abb. 11). Im ersten Versuchsjahre wurden, wie schon eingangs betont, die Populationen bis zum Stadium II einschließlich mit Hainbuche oder Eiche ernährt. Nach der Vergiftung als Raupen III wurden sie weiter bis zur Verpuppung an Kiefer gehalten. Es hatte also gleichzeitig mit der Vergiftung ein Futterwechsel stattgefunden. Nach MAYER (1940) hat nun jeder Futterwechsel bei der Nonne eine kleine Entwicklungsverzögerung zur Folge, weil die Raupen eine gewisse Zeit zur Umstellung auf die neue Futterpflanze benötigen. Abb. 11 zeigt, daß bei Vergiftung mit K und gleichzeitigem Futterwechsel von Hainbuche auf Kiefer keinerlei Verzögerung des Häutungsbeginns mehr beobachtet werden kann. In anderen Versuchen, die einheitlich mit Eichel gefüttert wurden, war dagegen wie bei den in Abb. 10 dargestellten eine deutliche Verzögerung des Häutungsbeginns um einen Tag festzustellen (Tabelle 2).

Tabelle 2

Beginn und Dauer der Häutung IV nach Vergiftung des Stadiums III

Futter	Gift	Sterblichkeit in %	Häutung IV in Tagen vom	Häutung IV in Tagen bis	Dauer Tage
Eichel	P	0	4	8	4
		3	5	8	3
		12	5	12	7
		25	6	18	12
		57	6	15	9
		78	7	20	13
		88	7	19	12
Eichel	K	0	5	8	3
		45	5	14	9
		87	6	10	4
Hainbuche Kiefer	D	0	5	9	4
		11	6	17	11
		43	7	16	9
		70	7	13	6
		80	8	15	7
Hainbuche Kiefer	K	5	5	12	7
		12	5	9	4
		55	5	12	7
		82	5	7	2

Bei den Tieren mit gleichzeitigem Futterwechsel hat demnach die geringe durch diesen hervorgerufene Hemmung bereits genügt, um die Unterschiede zwischen behandelt und unbehandelt in bezug auf den Häutungsbeginn aufzuheben. Die durch K hervorgerufenen Störungen im Raupenleben sind demnach auch bei größtmöglicher Giftsterblichkeit von den Überlebenden innerhalb eines Tages überwunden. Die außerordentlich geringe Streuung der Kurven hinsichtlich der Gesamtvariationsbreite zeigt, daß dies im allgemeinen auch für die gesamte Population gilt, wie bei der Besprechung des Stadiums I bereits vermutet wurde.

Die beiden anderen Gifte lassen wieder eine erheblich stärkere Reaktion der Populationen erkennen. Schon schwache Dosen mit ganz geringer (P) oder ohne jede (D) Giftsterblichkeit führen zu einer sichtbaren Verschiebung der Häutungskurven, die um so größer wird, je höher die Giftdosis des Versuchs war. Die größte Häutungsverzögerung bei über 90prozent. Giftsterblichkeit beträgt für P 3, für D 5 Tage, sie nimmt bei Vergiftung mit D schon bei geringeren Mengen schneller zu als

bei P. Der vom Stadium I gewonnene Eindruck einer stärkeren und längeren Erkrankung mit D vergifteter Populationen wird durch die Versuche mit dem Stadium III also bestätigt. Es sei in diesem Zusammenhang der Vollständigkeit halber noch einmal auf Abb. 11 verwiesen, in der auch bei hoher Giftsterblichkeit durch D die Verzögerung des Häutungsbeginns nur mehr als 3 gegenüber 5 Tagen der Versuche in Abb. 10 beträgt. Die schon erwähnte Verzögerung durch den Futterwechsel macht sich auch in diesem Falle ausgleichend bemerkbar. Dadurch wird die für K gegebene Erklärung noch einmal unterstrichen.

Die durch Vergiftung hervorgerufenen Veränderungen in der Gesamtvariationsbreite der ersten Häutung nach Behandlung seien an Hand der bisher gegebenen Beispiele und der Abb. 12 noch einmal im Zusammenhang besprochen. Am übersichtlichsten sind wohl die Versuche Abb. 10 (siehe auch Tabelle 4). Es muß sich bei dem Ausgangsmaterial dieser Versuche um Tiere von hervorragender Konstitution gehandelt haben, die infolge optimaler Fütterung bis zum Versuchsbeginn nicht beeinträchtigt worden ist. Berücksichtigt man die Ausgangsvariationsbreite in Höhe von 24 Stunden, so zeigt die Häutungsvariationsbreite bei Vergiftung mit K nur einmal eine Vergrößerung um einen Tag; bei P und D werden in je einem Falle Variationsbreiten von 7 Tagen gegenüber 3 Tagen der Kontrolle erreicht. Die Vergrößerung beträgt demnach bei dem am stärksten wirkenden Gift kaum mehr als das Doppelte der Kontrolle. Bei Verwendung weniger günstiger Futter (Abb. 11 und 12) erreicht sie dagegen erheblich höhere Werte, die in Tabelle 2 zusammengefaßt sind.

Die Variationsbreite der Kontrollen beträgt in diesen Versuchen ebenfalls einmal 3, sonst aber 4 Tage. Trotzdem treten bei den vergifteten Populationen wesentlich höhere Zahlen auf. In einem Falle wird der dreifache Wert der Kontrolle erreicht. Sehr deutlich zeigt dies Abb. 12, die Versuche mit einem besonders umfangreichen Tiermaterial

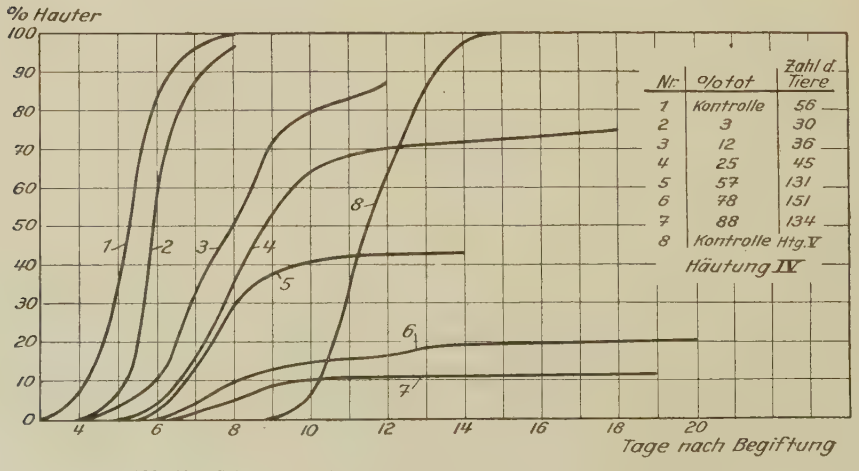

Abb. 12. Giftmenge und Dauer der Häutung IV; Pyrethrum (siehe Text)

wiedergibt. Der Einfluß des Futters auf die Häutung vergifteter Populationen äußert sich in derselben Weise wie andere Schadfaktoren in einer Zunahme der Variationsbreite. Auch von dieser Seite ist Eiche als das beste Futter anzusehen, weil die mit ihr gefütterten Tiere nach Vergiftung mit der geringsten Zunahme der Häutungsvariation reagieren. Zum besseren Vergleich ist hier noch die Kurve der Häutung zum Stadium V (unbehandelter Vergleich) eingezeichnet. Die Befunde sind zugleich ein erneuter Beweis für die von JANISCH vertretene Auffassung, daß jede Abweichung vom Optimum eine Zunahme der Variation hervorruft.

In diesem Zusammenhang sei noch einmal auf die Verhältnisse beim Stadium I hingewiesen (Tabelle 3). Auch hier handelte es sich um ein nicht ganz optimales Futter, wie aus der großen Variationsbreite der unbehandelten Zuchten hervorgeht. Nach den Erfahrungen beim Stadium III müßte nun also eine besonders große Zunahme der Variationsbreite eintreten. Das Gegenteil scheint eher der Fall zu sein; die Kurvenscharen verlaufen für alle drei Gifte geschlossener, die Verzögerung des Häutungsbeginns bleibt geringer und die Häutungsvariationsbreite ist nur in wenigen Fällen stärker erhöht. Daraus ist zu entnehmen, daß die speziellen Eigenschaften der drei Gifte infolge der größeren Anfälligkeit des Stadiums I und ihrer schnelleren Wirkung nicht so deutlich zum Ausdruck kommen, andererseits die Überlebenden eine Vergiftung schneller überwinden als die Raupen III. Ungewiß ist, ob hier die längere Dauer des Stadiums I eine Rolle spielt.

Tabelle 3

Die weiteren Häutungen nach Vergiftung des Stadiums I

Gift	Sterblichkeit in %	Häutung II in Tagen		Häutung III in Tagen	
		Erste	Dauer	Erste	Dauer
Kontrolle	0	16	13	25	14
D	14,6	15	15	21	17
	45.3	18	16	22	21
	60.7	15	13	25	16
P	79,0	16	16	21	45
	95,2	19	6	25	6
	42,4	16	17	22	25
	63,0	13	18	21	16
	88,0	17	17	24	19
	95.0	19	8	23	8
K	93.0	15	13	nicht beobachtet	

Die Frage nach der spezifischen Reaktion der Populationen auf die verschiedenen Gifte ist dahingehend zu beantworten, daß beim Vergleich der Versuche mit gleicher Giftsterblichkeit das Gift K in allen Fällen den geringsten Einfluß auf Häutungsbeginn und -variationsbreite hat. Die durch dieses Gift hervorgerufenen Schädigungen sind so gering, daß sie durch geringfügige Zweitfaktoren, z. B. Futterwechsel, schon völlig überdeckt werden können. Stärkere Reaktionen ruft P hervor, doch ist ohne Zweifel D dasjenige Gift, welches auch unter klimatisch und ernährungsphysiologisch optimalen Verhältnissen die schwersten Störungen bei allen Überlebenden verursacht. Diese Ergebnisse lassen sich bei beiden untersuchten Stadien gewinnen, doch sind sie beim Stadium III

klarer als beim Stadium I. Wenn wir die Größe der Entwicklungsverzögerung mithin als Ausdruck der verschieden großen Schädigung der Überlebenden auffassen, so lassen sich die drei Gifte in folgender Reihenfolge anordnen:

$$K < P < D,$$

wobei die Winkel zwischen den Abkürzungen bedeuten, daß das Ausmaß der Schädigungen von links nach rechts zunimmt. Die Frage nach der Ursache dieser Verschiedenheiten ist rein toxikologischer Natur und kann im Rahmen dieser Arbeit nicht behandelt werden. Es sei nur schon jetzt betont, daß sich bei der Besprechung der unmittelbaren Giftwirkung hinsichtlich der Absterbezeit vergifteter Populationen dieselbe Anordnung der drei Gifte finden ließ. In einem späteren Abschnitt wird darüber noch mehr zu sagen sein.

b) Die späteren Häutungen und die Endstadien

Nach Klärung des Verlaufs der Reaktionen sei nun die weitere Entwicklung der Populationen bis zur Verpuppung verfolgt. Die diesbezüglichen Daten der Versuchsreihe 2 sind in Tabelle 4 zusammengefaßt. Zum besseren Vergleich der Zahlen mit den Kurven der Abb. 10 sind in der zweiten Spalte noch einmal die Nummern der entsprechenden Häutungskurven eingetragen worden.

Aus dem Vergleich der einzelnen Spalten ist unter Berücksichtigung der Ausgangsvariation von 24 Stunden folgendes zu entnehmen. Nach Vergiftung mit K verläuft die weitere Entwicklung im großen und ganzen genau so wie im unbehandelten Vergleich. Lediglich bei der Verpuppung im Stadium VI erscheint der Beginn etwas verzögert, doch

Tabelle 4

Die weiteren Häutungen nach Vergiftung des Stadiums III

Gift	Nr.	Giftsterblichkeit in %	Häutung IV		Häutung V		Häutung VI		Verpuppung V		Verpuppung VI	
			Tage nach der Vergiftung									
			Erste	Dauer	Erste	Dauer	Erste	Dauer	Erste	Dauer	Erste	Dauer
Kontrolle	1	0	3	3	8	5	14	2	17	7	21	7
K	2	15	4	4	9	9	14	4	18	7	23	6
	3	38	4	2	9	6	14	3	17	7	24	2
	4	69	4	2	8	6	13	6	17	6	23	3
	5	90	4	2	9	4	13	7	18	12	—	—
P	2	5	4	5	8	4	12	9	18	15	21	9
	3	25	4	7	7	11	13	9	18	8	19	17
	4	60	5	6	9	8	15	7	19	10	24	10
	5	92	6	2	12	2	17	2	21	3	26	5
D	2	0	5	3	9	5	16	4	20	10	25	5
	3	4	5	7	10	8	16	11	20	17	25	5
	4	41	6	5	10	8	16	11	20	17	25	12
	5	70	6	6	12	5	19	7	40	1	24	10
	6	95	8	3	17	1	24	1	—	—	37[1])	1

[1]) VII. Stadium.

ist hieraus nichts Endgültiges abzuleiten, weil die Zahl der Tiere, die vor der Verpuppung das Stadium VI durchliefen, nur sehr gering war. Auf diese Verhältnisse wird weiter unten noch einzugehen sein. Bei dem Gift P läßt sich ähnliches feststellen. Die ersten Puppen erscheinen bei 92prozent. Giftsterblichkeit 3 bzw. 5 Tage später als in den Kontrollen, je nachdem, ob sich die Tiere im Stadium V oder VI verpuppen. Auch die geringeren Dosen von D ergeben dasselbe Bild. Zusätzliche Entwicklungsverzögerung in den späteren Stadien zeigt nur der letzte Versuch D mit 95prozent. Giftsterblichkeit, bei dem die fünfte Häutung 9, die sechste 10 und endlich die Verpuppung 19 Tage (im Stadium VII!) später erfolgt als in der Kontrolle. Den gleichen Eindruck erhält man, wenn man aus den Werten die kürzeste Dauer für jedes einzelne Stadium ermittelt. Die Variationsbreite der einzelnen Häutungen ist wegen der verschiedenen Vorbedingungen recht wechselnd. Auf eine eingehende Besprechung soll daher verzichtet werden; besonders auch deshalb, weil der Anteil der einzelnen Endstadien an den Puppen der Populationen je nach Vorbehandlung stark wechselt und dementsprechend die höheren Stadien von ganz verschieden langer Dauer sein können (vgl. Mayer, 1940, S. 428). Im ganzen ist es aber wieder das Gift D, welches auch in den späteren Entwicklungszuständen die größte Variationsbreite hervorruft. Die Raupen, welche eine Vergiftung überstanden haben, führen demnach in den allermeisten Fällen ihre Entwicklung fast genau so schnell zu Ende wie die Tiere des unbehandelten Vergleichs. Nur der durch die Entwicklungsstörung unmittelbar im Anschluß an die Vergiftung eingetretene Zeitverlust wird nicht wieder aufgeholt und läßt sich durch den weiteren Lebenszyklus verfolgen. Erst bei sehr starker Vergiftung mit dem schleichend wirkenden Gift D ist eine so starke physiologische Schädigung auch der Ersthäuter zu beobachten, daß nunmehr die Population sich im Vergleich zu den anderen merklich langsamer entwickelt. In ähnlicher Weise läßt sich auch die wechselnde Variationsbreite der einzelnen Häutungen erklären, je nachdem, ob ein physiologisch schwächerer Teil der Population durch die Vergiftung gerade soweit geschädigt wird, daß er mit größeren Verzögerungen reagiert.

Tabelle 3 zeigt die gleichen Daten für das Stadium I. Entsprechend der geringeren Streuung der Kurvenscharen (vgl. Abb. 9) sind auch die Ergebnisse nicht so klar wie die zuerst besprochenen. Vor allem ist bemerkenswert, daß schon bei der Häutung zum Stadium IV die Unterschiede zwischen Kontrolle und hoher Giftsterblichkeit völlig verschwunden sind. Die weiteren Häutungen in Tabellenform zu bringen, erübrigt sich daher. Die Überlebenden des I. Stadiums sind demnach unter optimalen Verhältnissen eher in der Lage, die Wirkungen schwacher Giftgaben zu überwinden als die des III. Stadiums, obwohl bei ihnen eine geringere Giftmenge zu 100prozent. Sterblichkeit führt und außerdem bei allen drei Giften der Vergiftungsprozeß viel stürmischer verläuft. Diese Feststellung ist von Interesse, weil sie von anderen kurzfristig

einwirkenden Schadfaktoren schon bekannt ist und somit ein weiterer Beweis für die Gleichartigkeit der Reaktionen gegenüber den verschiedensten Schadfaktoren gegeben ist.

Die Arbeiten zur Biologie der Nonne in den letzten Vorkriegsjahren haben gezeigt, daß die Anzahl der Häutungen, die eine Raupe bis zur Verpuppung durchmacht, außer von ihrem Geschlecht auch von den äußeren Lebensbedingungen — Ernährung und Klima — abhängig ist. MAYER (1940) konnte beweisen, daß je nach der Ernährung der Raupen Puppen im V., VI., VII., in Ausnahmefällen auch im VIII. oder IX. Stadium auftreten können, wobei die Weibchen im allgemeinen ein Stadium mehr durchlaufen als die Männchen. Nach ihm wird im allgemeinen bei günstigem Futter das VI. Endstadium von beiden Geschlechtern bevorzugt. Das V. Endstadium bleibt mehr den Männchen, das VII. Endstadium mehr den Weibchen vorbehalten, während noch höhere Entstadien nur bei sehr ungünstigem Futter vorkommen. Es ist daher zu untersuchen, ob auch die Schädigung der Populationen durch eine Vergiftung zu einer Verschiebung im Verhältnis der Endstadien führt. Tabelle 5 zeigt die diesbezüglichen Ergebnisse. Da die Geschlechter sich nach den bisherigen Erfahrungen verschieden verhalten, sind außer

Tabelle 5

Endstadien und Sexualindex nach Vergiftung

Versuch		Kontr.		K				P				D					P Serie H		
				20	40	60	80	250	1000	2000	3000	150	250	400	800	1200	0	2000	2000
Sterblichkeit in %		0	0	15	38	69	90	5	24,6	60	91	0	4	48	70	90	0	70	70
End-stad. %	V	81,5	87,6	85,7	93,1	77,5	60,0	58,4	53,8	48,0	60,0	67,4	56,7	42,3	11,0	0	13,7	7,7	0,0
	VI	18,5	12,4	4,3	6,1	22,5	40,0	41,6	46,2	52,0	40,0	32,6	43,3	57,7	89,0	100	84,9	92,3	96,3
%	♂♂	48,2	59,4	59,0	62,9	58,2	40,0	41,6	59,4	54,0	80,0	54,4	40,6	64,5	11,0	0	47,2	69,2	70,4
	♀♀	51,8	40,6	41,0	37,1	41,8	60.0	58,4	40,6	46,0	20,0	45,6	59,4	35,5	89,0	100	52,8	30,8	29,6
♀ %	V	71,5	69,2	69,0	84,6	53,9	100	47,6	27,0	21,7	0,0	42,8	36,4	0	0	0	3,5	0	0
	VI	28,5	30,8	30,4	15,4	46,1	0	52,4	73,0	78,3	100	57,2	63,6	100	100	0	93,0	100	100
	VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	3,5	0	0
♂ %	V	92,5	100	100	100	94,5	50,0	73.4	72,2	70,4	75,0	91,4	86,7	65,5	12,5	—	24,0	11,0	0
	VI	17,5	0	0	0	5,5	50,0	26,6	27,8	29,6	25,0	8,6	13,3	34,5	87,5	—	76,0	89,0	94,6
	VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	5,3

dem allgemeinen Endstadienverhältnis noch die Sexualindizes sowie die prozentualen Anteile der einzelnen Geschlechter auf die verschiedenen Endstadien berechnet worden. Die Schwankungen im Geschlechterverhältnis sind zufallsbedingt. Nach allen bisherigen Erfahrungen findet eine zeitliche Trennung der Geschlechter bei der zweiten Häutung noch nicht statt.

In beiden Kontrollen beträgt der Anteil der V. Endstadien mehr als 80 %. Ungefähr 70 % aller Weibchen gingen im V. Stadium die Verpuppung ein; bei den Männchen waren es in einem Versuch sogar

100 %. Die Vermutung Mayers (S. 427), daß seine Eichenzuchten physiologisch nicht ganz einwandfrei waren, besteht demnach zu Recht. Das V. Endstadium ist bei Eichenfütterung im klimatischen Optimum das von beiden Geschlechtern bevorzugte. Betrachten wir nun die Verhältnisse bei den vergifteten Populationen, so ist bei Anwendung von K kaum eine Verschiebung zu beobachten. Bei K 20 und K 40 verpuppen sich alle Männchen im V. Stadium, bei K 80 die wenigen überlebenden Weibchen sogar ebenfalls. Daß in dieser Reihe 50 % Männchen des VI. Endstadiums auftreten, liegt an der geringen Zahl überlebender Tiere. Die beiden anderen Gifte lassen aber einen sehr deutlichen Einfluß der Schädigung erkennen, die sich in zunehmender Verminderung des Anteils der V. Endstadien, besonders bei den Weibchen, erkennen läßt. In Abb. 13 ist der Verlauf dieser Abnahme für beide Geschlechter getrennt dargestellt. Die Abnahme des Anteils an Puppen des V. Endstadiums beginnt schon bei Konzentrationen (D 250), die im Versuch überhaupt keine Giftsterblichkeit hervorgerufen hatten, sondern nur zu einer zweitägigen Entwicklungsverzögerung ohne wesentliche Vergrößerung der Häutungsvariation führten. Der Verlauf der Kurven zeigt auch den größeren Einfluß des Giftes D auf das Endstadienverhältnis. Schon bei etwa 40prozent. Giftsterblichkeit verpuppt sich kein Weibchen mehr im V. Stadium und auch die Kurve der Männchen liegt unterhalb der P-Kurve.

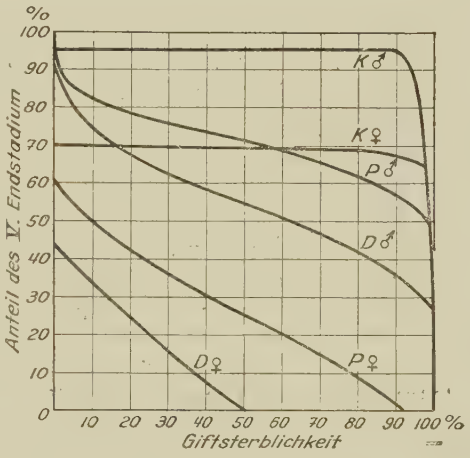

Abb 13. Das Auftreten des Endstadiums V in Abhängigkeit von der Giftmenge

Im letzten Versuch endlich, wo nur noch ein Tier zur Verpuppung gelangte, tritt bezeichnenderweise auch das VI. Endstadium nicht mehr auf, denn dieses Tier machte eine Häutung zum Stadium VII durch. Bei den Weibchen der P-Reihe ist erst bei 92prozent. Giftsterblichkeit der Punkt erreicht, wo kein Tier im V. Stadium mehr zur Verpuppung kommt.

Aus der Form dieser Kurven ergibt sich, daß allein die Dauer der durch das Gift hervorgerufenen Erkrankung maßgeblich für den Grad der Verschiebung im Verhältnis der Endstadien ist. Die Einteilung der drei untersuchten Gifte im Hinblick auf ihre Spätwirkungen $K < P < D$ läßt sich aus den mitgeteilten Ergebnissen ohne weiteres wieder belegen. Nach den Zahlen der Tabelle 5 erscheint es wohl möglich, bestes Tiermaterial an bestem Futter im Optimum 100prozent. im Stadium V zur Verpuppung zu bringen. Unter diesen Umständen wäre allerdings die verschiedene Beeinflußbarkeit des Endstadienverhältnisses beider Ge-

schlechter als der Ausdruck ihrer verschiedenen Anfälligkeit gegen ökologische Faktoren schon in frühem Lebensalter zu werten. Diese Ansicht ist auch schon früher geäußert worden, ohne daß bisher ein experimenteller Beweis dafür vorgelegen hätte.

Die Werte der drei letzten Spalten (Tabelle 5) enthalten Versuchsergebnisse, die im Herbst an mit Eicheln ernährten Tieren in anderem Zusammenhange gewonnen wurden. Obwohl hier infolge der anderen Ernährung das Zahlenverhältnis der Endstadien nicht dasselbe ist wie bei den Eichentieren, läßt sich wieder als Folge der Vergiftung eine Verschiebung der Verpuppungsbereitschaft nach den höheren Endstadien feststellen. Sie hat jedoch in keinem Falle zum Auftreten von Raupen des VIII. oder IX. Endstadiums geführt. Aus den früheren Arbeiten geht auch nicht hervor, ob unter nicht zu ungünstigen Verhältnissen derartig hohe Endstadien überhaupt erreicht werden können. Offenbar kann eine leichte Dauerschädigung, wie ungünstige Ernährung, eher durch Erhöhung der Häutungszahlen ausgeglichen werden als ein kurz und heftig einwirkender Schadfaktor wie die Kontaktgifte.

c) Sterblichkeit

Es bleibt noch zu klären, wie groß der Einfluß der Vergiftung auf die Sterblichkeit der späteren Stadien ist. Tabelle 6 zeigt die Sterblichkeit für die einzelnen Stadien getrennt bis zur Verpuppung. Während in der Kontrolle überhaupt kein Tier starb, sind in den Giftversuchen vereinzelt auch Raupen der höheren Stadien gestorben. Die Zahl der Toten ist allerdings in den meisten Fällen so gering, daß die Entscheidung, ob diese Sterblichkeit eine Folge der überstandenen Vergiftung ist, nur sehr schwer zu fällen ist. Mit voller Sicherheit läßt sich dies von den im Stadium IV gestorbenen Tieren der D-Reihe sagen, weil diese Tiere von Anfang an stark kümmerten. Sie häuteten sich zwar noch zum Stadium IV, zu einer weiteren Häutung fehlte ihnen jedoch die Kraft. Sie starben viele Tage nach der letzten Häutung V. Bei den beiden anderen Giften traten solche Kümmerformen dagegen nicht auf. Zum Vergleiche sind noch einige Ver-

Tabelle 6

Sterblichkeit der Stadien nach Vergiftung des Stadiums III

Gift	mg	Stadium			
		III	IV	V	VI
Kontrolle	0	—	—	—	—
K	20	15	—	4,4	—
	40	38	—	1,6	—
	60	69	—	—	—
	80	90	—	—	—
P	250	5	4,5	—	—
	1000	25	0,6	—	—
	2000	60	—	—	—
	3000	91	—	1,6	—
D	150	0	—	5,0	—
	250	4	—	—	—
	400	48	1,7	—	3,4
	800	70	1,6	—	—
	1200	90	1,6	—	—
Kontrolle	H 16	—	—	—	2,0
P	H 17/2	78	—	1,3	1,3
	H 17	88	—	1,5	0,7

suche der Perythrumsserie H mit hoher Giftsterblichkeit (Eichelfütterung) angefügt, die ebenfalls zeigen, daß die Sterblichkeit infolge Begiftung in den späteren Stadien unter optimalen Verhältnissen offenbar sehr gering ist. Auf eine Besprechung der zahlreichen anderen Versuche mit dem I. und III. Stadium soll daher verzichtet werden, weil bei diesen durch den Futterwechsel und die nicht ganz optimale Ernährung auch in den Kontrollen Sterblichkeit auftrat, so daß die Verhältnisse nicht übersichtlich genug sind. Der Frage ist in weiteren Untersuchungen erneut Beachtung zu schenken.

d) Die Vermehrung

Zur Beurteilung des Einflusses der Vergiftung auf die Vermehrung der Populationen wurde die Gesamtzahl der von jedem Weibchen gebildeten Eier verglichen. Ursprünglich war geplant, auch die Befruchtungsverhältnisse zu bearbeiten. Dies war jedoch nicht möglich, weil nicht immer genügend frisch geschlüpfte Männchen zur Verfügung standen und außerdem diese ja auch aus den verschieden behandelten Zuchten stammten. Sie brauchten also auch physiologisch nicht gleichwertig zu sein. In einer früheren Arbeit (STEUDEL, 1941) habe ich nachgewiesen, daß auch bei der Nonne eine Beziehung zwischen Puppendurchmesser und Eizahl besteht (vgl. WELLENSTEIN, 1942 und MORS, 1942[1]). Aus diesem Grunde wurden bei den vorliegenden Versuchen zum weiteren Vergleich wiederum die Puppendurchmesser bestimmt. Bei der großen Zahl von über 1000 herangezogenen Weibchen ist es unmöglich, alle Ergebnisse in kurzer Form zusammenzufassen, denn die Zuchtbedingungen waren in den einzelnen Versuchsjahren nicht gleichartig und zeigten große Unterschiede in den Eizahlen (vgl. MAYER, 1940). Tabelle 7 bis 9 zeigen die wichtigsten Ergebnisse der einzelnen Serien.

Die Vergiftung des Stadiums III mit K (Tabelle 7 und 8 getrennt für die beiden Versuchsjahre), hat nach diesen Zahlen überhaupt keine Verminderung der durchschnittlichen Eizahl und des Puppendurchmessers zur Folge. In beiden Versuchsreihen ist gerade das Tier mit der größten Eizahl in den Versuchen mit 90prozent. Giftsterblichkeit zu finden (1938 = 242 Eier, 1939 = 361 Eier). Auch die Eizahlen der schlechtesten Weibchen liegen nicht unter den Werten der Kontrolle. Die gleichen Verhältnisse finden wir bei den Puppendurchmessern. In beiden Serien sind die Mittelwerte gerade der am stärksten behandelten Populationen am größten oder kommen doch dem größten Mittelwert sehr nahe und auch die Minima entsprechen durchaus den Werten der unbehandelten Kontrollen. Bei

[1]) MORS (S. 542, 1942) meint, ich hätte bei der Messung von Nonnenpuppen mit der Lochschablone von BRANDT die Differenz zwischen der größten Puppenbreite in der Höhe der Flügelscheide und dem Durchmesser der ersten Hinterleibsringe übersehen. Dies war nicht der Fall. Seinerzeit und auch später wurden immer lebende Puppen unter Anwendung aller Vorsicht gemessen und demgemäß diejenige Lochgröße als Durchmesser bestimmt, durch welche sich die Puppe gerade noch ohne Widerstand hindurchschieben ließ. So wurde eine Schädigung der für die Eiablage vorgesehenen Tiere vermieden.

Tabelle 7

Puppendurchmesser und Eizahlen nach Vergiftung des Stadiums III

Gift	Sterblichkeit in %	Puppendurchmesser in $^1/_{10}$ mm			Gesamteizahl			n	Bemerkungen
		Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.		
Kontrolle 1	0	79,9	89	73	280	331	140	14	
Kontrolle 2	0	78,8	83	75	243	357	99	13	
K	15	80,8	89	73	247	343	148	23	
	38	80,1	87	71	245	342	81	13	
	69	80,8	85	75	269	336	179	13	
	90	81,2	89	75	281	361	142	9	
P	5	77,1	83	53	205	259	28	21	
	25	77,2	87	61	204	347	39	37	
	60	75,1	83	65	150	240	81	23	
	91	65	—	—	86	—	—	1	
D	0	75,1	85	67	181	264	88	21	
	4	78,8	83	53	201	325	51	22	
	48	68,6	77	55	115	197	8	10	
	70	65	—	—	65	—	—	1	1 P ♀ +
	90	nicht gemessen			256	—	—	1	VII. Stadium
P H 16	0	75,7	85	67	214	325	119	28	
H 17	84	72,6	81	61	187	290	27	12	

Anwendung der Gifte D und P ist dagegen mit steigender Giftsterblichkeit eine deutliche Abnahme der Mittelwerte zu erkennen. Für die stärksten Konzentrationen liegen allerdings zu wenig Werte vor, um den verschieden hohen Grad der Schädigung durch die beiden Gifte beurteilen zu können. Die Abnahme der Mittelwerte wird wohl weniger durch das Fehlen der großen Puppen mit hohen Eizahlen als durch das Auftreten kleiner Puppen mit entsprechend niedrigen Eizahlen verursacht. Das ergibt sich aus dem Vergleich der Minimaspalten für Eizahl und Puppengröße. Auch daraus läßt sich schließen, daß die Schädigung durch das Gift nicht alle Tiere der Population gleichmäßig erfaßt, sondern sich auf die physiologisch schwächeren am stärksten auswirkt, obwohl gerade von diesen der größere Teil durch die unmittelbare Giftwirkung ausgemerzt wurde. In der letzten Spalte der Tabelle 8 sind die Werte der

Tabelle 8

Puppendurchmesser und Eizahlen nach Vergiftung des Stadiums III mit K 1938

Sterblichkeit in %	Puppendurchmesser			Gesamteizahl			n
	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	
18,5	60,8	67	57	58	110	12	13
23,2—33,1	65,7	79	51	89	220	0	23
38,6—54,5	64,1	75	57	116	216	29	34
55,6—73,4	66,4	75	51	111	194	2	18
75,9—80,0	65,2	71	61	95	157	42	9
89,7—93,4	66,3	73	57	108	242	47	9

Tabelle 9

Puppendurchmesser und Eizahlen nach Vergiftung des Stadiums I

Gift	Sterblichkeit in %	Puppendurchmesser in $^1/_{10}$ mm			Gesamteizahl			n
		Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	
Kontrolle .	10	72,7	83	65	214	381	39	15
P	31	77,0	87	71	259	346	188	16
	50	76,5	83	65	253	375	76	12
	65	74,0	79	69	183	220	108	5
	74	72,0	79	65	177	246	108	3
	88	81,0	85	79	303	326	272	3
	94	78,8	89	69	264	368	162	4
D	14	76,1	87	63	222	367	121	19
	38	75,6	83	67	198	373	91	19
	55	75,8	87	67	214	352	106	19
	65	74,3	81	71	171	240	100	7
	79	77,7	85	69	203	298	158	3
	93	79,0	83	75	340	389	285	3
Kontrolle .	0	73,0	79	65	168	263	28	7

Pyrethrumserie H eingetragen, die an einem anderen guten Futter die gleichen Ergebnisse zeigen. Tabelle 9 endlich zeigt die entsprechenden Ergebnisse nach Vergiftung des Stadiums I für die beiden Gifte P und D, die beim Stadium III eine Schädigung hervorriefen. Der Vergleich der Eizahlen und Puppendurchmesser in den gestaffelten Versuchen läßt bei

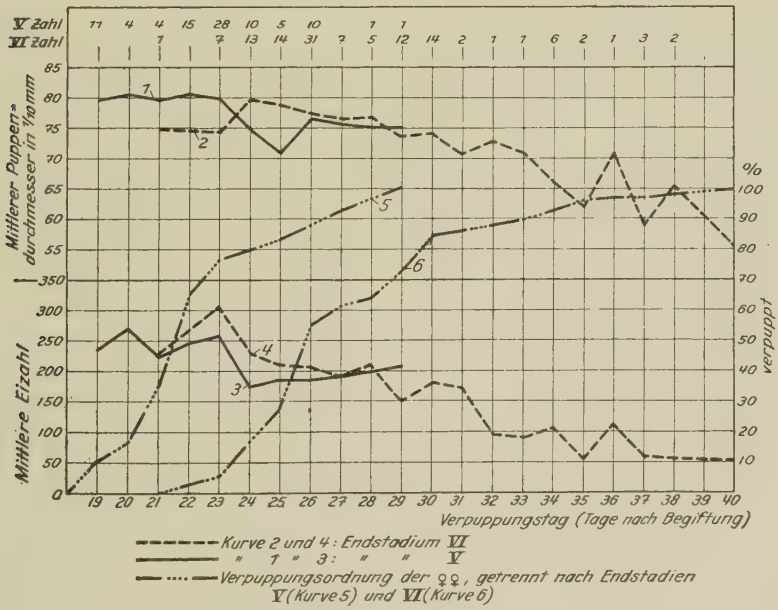

Abb. 14. Puppendurchmesser und Eizahl der Endstadien (siehe Text)

diesem Stadium keine Nachwirkungen der Vergiftung auf die Vermehrung finden. Im Gegenteil zeigen gerade die am stärksten begifteten Populationen hohe Mittelwerte und hohe Minima.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß in Übereinstimmung mit den Befunden früherer Kapitel die Vergiftung des Stadiums I mit allen drei Giften und des Stadiums III mit K ohne schädigenden Einfluß auf die Vermehrung der Überlebenden ist. Die Tabellen lassen bei steigender Giftsterblichkeit sogar eher eine Annäherung der Mittelzahlen an die Höchstwerte erkennen. Dies gilt zunächst nur für das Optimum und muß mit einer auslesenden Wirkung der Vergiftung erklärt werden. Entsprechend der langen Erkrankung, den größeren Reaktionen der Überlebenden im weiteren Lebensablauf und der bis zur Verpuppung zu verfolgenden Entwicklungsverzögerung ist bei Vergiftung des Stadiums III mit P und D auch die Eiproduktion und der Puppendurchmesser von der Stärke der Giftwirkung abhängig und sinkt mit steigender Giftsterblichkeit. Diese Schädigung erfaßt die schwächeren Tiere zuerst, läßt sich aber später auch bei den besten Tieren zeigen. Der Auslesefaktor, der die Vermehrung beim Fehlen einer bleibenden Schädigung (Stadium I alle Gifte, Stadium III K) bestimmt, wird bei der Vergiftung des Stadiums III mit P oder D also von einer physiologischen Schwächung der Gesamtpopulation überdeckt, so daß der Enderfolg bei Vergiftung eines Stadiums bei gleich hoher unmittelbarer Giftsterblichkeit um so größer ist, je schwerer die durch das betreffende Gift hervorgerufenen Störungen der Überlebenden sind. Von diesem Ergebnis aus gesehen ist die Verwendung des so universalen Giftes Dinitro-o-kresol mit seiner schlagartigen Wirkung, die bei den Überlebenden aber ebenso schnell wieder abklingt, viel unvorteilhafter als anderer Gifte mit stärkeren Krankheitserscheinungen. Die Überlebenden finden nämlich durch den Ausfall so vieler Konkurrenten in irgendeiner Form bessere Lebensbedingungen und werden sich, nachdem sie den Vergiftungsprozeß ohne Schädigung überstanden haben, nun auch in der unter den jeweiligen Umständen bestmöglichen Art fortpflanzen.

Die bisherigen Feststellungen haben bewiesen, daß mit zunehmender Schädigung durch Gifte auch die Eiproduktion sinkt, sofern es zu einer merkbaren Verzögerung in der Entwicklung kommt. Anderen Autoren war es bisher nicht gelungen, bei der Nonne zu zeigen, daß die Höhe der Eiproduktion in unmittelbarem Zusammenhang mit der Variationsbreite der Entwicklung steht (vgl. HACKBARTH, 1939; MAYER, 1940; KÖHLER, 1940). Neuerdings hat TISCHLER (1947) den heutigen Stand der Kenntnisse über Nahrung und Populationsdichte als Umweltfaktoren und ihre Beziehungen zur Vermehrung zusammengestellt. Der Grund, warum diese Verhältnisse so schwer zu klären sind, liegt in der großen Variabilität der Eizahlen gleich entwickelter Weibchen. Auch in den jetzt vorgelegten Einzelversuchen ist die Zahl der sich täglich verpuppenden Weibchen nicht groß genug, um zu klaren Ergebnissen zu kommen. Wir können jedoch die Versuche einer

ganzen Serie als eine physiologisch verhältnismäßig einheitliche Population auffassen, da sie von gleicher Herkunft, im klimatischen Optimum aufgezogen, mit dem gleichen Futter ernährt, nur durch die Vergiftung eine verschieden starke, aber gleichgerichtete Schädigung erfahren haben. So wurde also die Anzahl der Weibchen bei der Eichenserie 1939, getrennt nach Endstadien für jeden Verpuppungstag bestimmt und der Durchschnittswert der Puppengröße in $^1/_{10}$ mm sowie die durchschnittliche Eizahl für jede Gruppe berechnet (Abb. 13). Die Kurven zeigen, abgesehen von den durch die geringen Zahlen einiger Tage verursachten Schwankungen, daß sowohl der Puppendurchmesser als auch die Eizahl der Weibchen um so kleiner werden, je später sie zur Verpuppung schreiten. Der Abfall der Kurven erfolgt zunächst sehr allmählich und wird gegen Ende der Verpuppung immer stärker. Das zuerst erscheinende und beendete Endstadium V wird infolge seiner mehr im ersten Teil der Kurve liegenden Werte von dieser Abnahme nicht so stark betroffen wie das Endstadium VI. Wenn sich also viele Weibchen im Stadium V verpuppen, wird die Eizahl im Durchschnitt höher sein, der mittlere Puppendurchmesser größer und die Streuung der Werte kleiner. Die Populationen, die infolge von Schädigungen gezwungen sind, eine größere Anzahl von Häutungen durchzumachen, werden auch entsprechend der längeren Entwicklung einen größeren Anteil kleiner Puppen mit geringeren Eizahlen aufweisen. Der Zusammenhang von Variationsbreite der Entwicklungsdauer und Eiproduktion im oben dargestellten Sinne kann also für dieses Beispiel als bewiesen gelten. Die Tatsache einer weiteren Häutung unter optimalen Verhältnissen läßt schon auf die Wirkung eines Schadfaktors schließen, wie sich aus der viel größeren Variationsbreite der Verpuppung im Stadium VI ergibt. Es muß im Rahmen dieser Arbeit genügen, auf diese Zusammenhänge hinzuweisen, ohne den Kurven eine endgültige Form zu geben. Zu diesem Zwecke müßte, besonders für die Grenzwerte, ein wesentlich größeres Tiermaterial zur Verfügung stehen.

5. Die Beziehungen zwischen unmittelbarer Giftwirkung und den Spätschäden bei den Überlebenden

Die geschilderten großen Verschiedenheiten in der Wirkungsweise der drei bearbeiteten Gifte erfordern nun auch Überlegungen über die möglichen Ursachen. Zum großen Teile sind sie sicher auf die verschiedenen toxischen Eigenschaften der Verbindungen zurückzuführen, die die Wirkstoffe der benutzten Giftpulver bilden. Im einzelnen ist die Toxikologie all dieser Körper und ihre speziellen Wirkungen auf den Insektenkörper schon oft Gegenstand von Untersuchungen gewesen, doch können diese Fragen als noch nicht endgültig geklärt bezeichnet werden (vgl. Campbell, 1932; Sprengel, 1934; Klinger, 1936; Bredenkamp, 1941, siehe dort weitere Literatur). Auch die Frage des Eintritts der Kontaktgifte in den Insektenkörper sowie die Dauer ihrer Nachweisbarkeit in den Organen ist noch nicht endgültig entschieden, obwohl gerade

dieses Problem für das Verständnis der Spätschäden von großer Bedeutung ist. Da es sich jedoch um ziemlich komplizierte chemische Verbindungen handelt, erscheint eine Nachwirkung durch längeres Verbleiben schädigender Substanzen im Körper, wie man es von vielen Schwermetallverbindungen kennt, wenig wahrscheinlich. Das geht wohl auch schon aus der großen Unbeständigkeit dieser Verbindungen gegen Witterungseinflüsse hervor.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen hat sich jedoch nachweisen lassen, daß zwischen der Schnelligkeit der unmittelbaren Wirkung der einzelnen Verbindungen und dem Grade aller untersuchten Spätwirkungen bei den Überlebenden (Dauer der Erkrankung, Entwicklungsverzögerung, Verschiebung der Häutungen, Variationsbreite der Entwicklung, Zahl der Häutungen bis zur Verpuppung, spätere Sterblichkeit, Eiproduktion und Beeinflußbarkeit der untersuchten Stadien) Reihen aufstellen lassen, die immer wieder die gleiche Anordnung der drei Gifte ergeben haben. In dieser Reihe steht als erstes das Dinitro-o-kresol mit seiner schnell zum Tode führenden Wirkung, der eine ebenso schnelle Wiederholung der Überlebenden entspricht. Dementsprechend waren auch keine Nachwirkungen nachzuweisen, oder vorsichtiger ausgedrückt, sie waren so gering, daß sie mit Hilfe der doch genauen Methode nicht festzustellen waren. Als zweites Gift folgt dann das Pyrethrum, und als Gift mit den schwersten Folgen das Derris. Besonders bedeutsam ist in diesem Zusammenhang, daß entsprechend der viel schnelleren Wirkung aller Gifte beim Stadium I mit dem geringen Unterschied im zeitlichen Ablauf der Vergiftung auch das Ausmaß der Spätschäden ganz allgemein viel geringer war. Aus diesen Gründen ist es möglich, daß zwischen dem zeitlichen Ablauf der unmittelbaren Giftwirkung und der Größe der Spätschäden bestimmte Zusammenhänge in der beschriebenen Weise bestehen. Um diese Vermutung zu beweisen, wären allerdings noch andere Gifte auf ihre Eigenschaften zu untersuchen, die entsprechende Unterschiede zeigen müßten.

In diesem Zusammenhang ist auch die Frage der verschiedenen Empfindlichkeit der Stadien zu prüfen. Da der eigentliche Vergiftungsprozeß beim Stadium I schneller verläuft als bei III, und auch bei gleichen Sterblichkeitsprozenten weniger Giftaufwand erforderlich ist, kann es mit Recht als empfindlicher bezeichnet werden. Andererseits zeigen die Überlebenden überraschend geringe Spätschäden. Der Erholungsprozeß verläuft demnach bei gleicher Giftsterblichkeit beim Stadium I viel schneller als bei III. Der größeren toxischen Empfindlichkeit ist beim Stadium I das geringere Ausmaß der physiologischen Spätschäden gegenüberzustellen. Um hier Klarheit zu schaffen, ist es erforderlich, die Giftwirkung mit einem zweiten Schadfaktor zu verbinden. In einer anderen Arbeit soll über derartige Versuche berichtet werden. Nach den bisherigen Erfahrungen dürfte es schwer sein, Kontaktgifte zu finden, die auch die ersten Stadien so weit schädigen, daß sich die Schädigung in einer Verringerung der Vermehrung auswirkt. Eine Beeinflussung älterer Stadien ist aber

durchaus möglich. Vermutlich werden die Spätschäden sich um so leichter bis zur Vermehrung verfolgen lassen, je älter die behandelten Tiere sind und je weniger Zeit ihnen bis zur Bildung der Eier nach der Vergiftung noch zur Verfügung steht. Die physiologischen Verschiedenheiten der einzelnen Gifte werden mit zunehmendem Lebensalter immer deutlicher in Erscheinung treten. Die Literatur enthält zahlreiche Anhaltspunkte für diese Vermutung. Man kann der Ansicht von MAYER nur zustimmen, daß vorübergehende Schädigungen sich schon vom Stadium II in einer Veränderung der Vermehrungsverhältnisse auswirken können.

Für die Bewertung der Gifte bleibt zu beachten, daß sie je nach ihrer Wirkungsweise und der Zeit ihrer Anwendung nur eine auslesende Wirkung oder aber eine zusätzliche physiologische Spätwirkung bei den Überlebenden auslösen können. Diese Tatsache ist sicher von großer Bedeutung, denn selbst bei idealsten Verhältnissen in der Praxis wird wohl selten eine Population durch Bekämpfungsmittel völlig vernichtet. Ein Gift, welches auch die Überlebenden physiologisch schwächt, so daß sie anderen Einflüssen später leichter erliegen oder welches wenigstens zu einer geringeren Vermehrung führt, muß vom ökologischen Standpunkt aus als besser wirksam bezeichnet werden. Gewiß spielen bei der Frage nach der Brauchbarkeit eines Mittels in der Praxis andere Gesichtspunkte eine größere Rolle, wie ja schon die weite Verbreitung des Dinitro-o-kresols beweist.

In der forstlichen Bekämpfungspraxis haben derartige Überlegungen große Beachtung gefunden. Nach RHUMBLER (1929) besteht die Möglichkeit, daß eine unvollständige Begiftung zu einer Auslese führt. Dadurch kann infolge Überlebens der besten Tiere beispielsweise der Ausbruch der Übervölkerungskrankheiten verzögert werden. WELLENSTEIN (1942) lehnte diese Annahme allerdings für Arsen- und Kresolgifte mit der Begründung ab, die Überlebenden seien durch die Vergiftung in ihrer Konstitution geschwächt. Bei seinen Freilandarbeiten konnte er aber keine Nachwirkungen bei Anwendung verschiedener Dinitrokresole finden. Das Arsen gehört nach allen bisherigen Erfahrungen in die Gruppe der auch die Überlebenden schwer schädigenden Gifte. Die in dieser Arbeit vorgelegten Untersuchungen lassen vermuten, daß wenigstens für einen Teil der Kontaktgifte die von RHUMBLER ausgesprochene Vermutung nicht ganz von der Hand zu weisen ist, wenn durch irgendwelche ungünstige Bedingungen die Bekämpfung nur teilweise zum Erfolg führt und ein gewisser Anteil der Population sich von der Vergiftung wieder erholt. Es ist allerdings zu beachten, daß die Beobachtungen im Optimum unter Ausschaltung störender Zweitfaktoren gemacht worden sind und sich daher nicht ohne weiteres auf Freilandbedingungen übertragen lassen. JANISCH (1942) betont die geringe Beachtung, die der physiologischen Toxikologie bisher geschenkt worden ist. Auch WELLENSTEIN fordert die Ausarbeitung eines schweren Stoffwechselgiftes, welches unter anderem auch eine schädigende Wirkung auf die Überlebenden und ihre Vermehrung haben sollte. Die bisherigen Ergebnisse beweisen, daß sich

einige bekannte Kontaktgifte in dieser Hinsicht ganz verschieden verhalten. Nachdem in der letzten Zeit eine ganze Reihe neuartiger Kontaktinsektizide bekanntgeworden sind, ist die Frage nach ihren physiologischen Eigenschaften sicher nicht ganz unberechtigt. Es werden sich so manche Widersprüche in ihrer Wirkungsweise aufklären lassen.

6. Zusammenfassung

1. Es werden verschiedene Stadien der Nonnenraupe mit den Kontaktgiften Dinitro-o-kresol, Pyrethrum und Derris im klimatischen Optimum nach optimaler Anzucht vergiftet. Nach Bestimmung der unmittelbaren Giftwirkung werden die Überlebenden bis zur Eiablage optimal durchgezogen und auf Spätwirkungen der überstandenen Vergiftung untersucht.

2. Die unmittelbare Wirkung führt in verschiedenen Zeiten zum Tode. Bei gleicher Giftsterblichkeit tritt die Wirkung am schnellsten bei dem Dinitro-o-kresol ein, bei den anderen Giften wesentlich langsamer. Die Unterschiede sind beim Stadium III deutlicher als beim Stadium I.

3. Innerhalb der Population ist bei nicht optimalem Vorfutter mit zunehmender Entwicklungsdauer eine Erhöhung der Giftempfindlichkeit festzustellen. Die Empfindlichkeit gegenüber allen untersuchten Giften ist bei Fütterung der Anzuchten mit Fichtentrieben größer als bei Eichenfütterung.

4. Die Dauer der durch das Gift hervorgerufenen Erkrankung ist bei den drei Giften verschieden. Am schnellsten erholen sich die Tiere nach Anwendung von Dinitro-o-kresol. Bei Pyrethrum und Derris erstreckt sich die durch die Vergiftung verursachte Störung über mehrere Tage und macht sich schon bei geringster Giftsterblichkeit bemerkbar. Dementsprechend erleiden die mit diesen Giften behandelten Populationen große Verzögerungen in der Entwicklung und die Variationsbreite derselben kann sehr stark ansteigen. Bei Anwendung von Dinitro-o-kresol dagegen wird die Entwicklung nur ganz unbedeutend gehemmt und die Variationsbreite kaum beeinflußt. Schon geringfügige Zweitfaktoren, wie ein Futterwechsel bei der Vergiftung, verwischen bei diesem Gift die Unterschiede zwischen behandelten und unbehandelten Zuchten. Stadium I zeigt nicht so ausgeprägte Unterschiede. Der größeren toxischen Empfindlichkeit entspricht keine größere Nachwirkung.

5. Die durch die Vergiftung verursachte Störung läßt sich durch das ganze weitere Raupenleben verfolgen. Sie führt nur bei hochprozentiger Abtötung durch Derris zu einer zusätzlichen Entwicklungsverzögerung in späteren Stadien.

6. Das von beiden Geschlechtern nach Eichenfütterung bevorzugte Endstadium im klimatischen Optimum ist das V. Stadium. Bei Pyrethrum und Derris nimmt mit steigender Giftsterblichkeit der prozentuale Anteil des V. Endstadiums ab. Diese Abnahme geht bei Anwendung von Derris schnell vor sich und führt erstmalig bei hoher Derrissterblichkeit zum

Auftreten des Endstadiums VII. Vergiftung mit Dinitro-o-kresol führt zu keiner merkbaren Verschiebung im Verhältnis der Endstadien.

Weibliche Raupen verpuppen sich mit zunehmender Giftsterblichkeit in höherem Maße im Endstadium VI als die männlichen. Eine größere Empfindlichkeit der weiblichen Raupen gegen Schadfaktoren schon in frühen Stadien ist dadurch bewiesen.

7. Die durch Vergiftung hervorgerufene Sterblichkeit längere Zeit nach derselben ist unbedeutend und kann mit Sicherheit nur bei Anwendung von Derris festgestellt werden.

8. Die Vermehrung wird nach Vergiftung des Stadiums I nicht beeinflußt. Auch nach Behandlung des Stadiums III mit Dinitro-o-kresol ist keine Verringerung der mittleren Eizahl festzustellen. Die Anwendung der Gifte Pyrethrum und Derris führt dagegen mit steigender Giftsterblichkeit zur Verringerung der durchschnittlichen Eizahl. Dies ist nicht auf das Fehlen der Tiere mit hohen Eizahlen, sondern auf das Auftreten von Weibchen mit sehr kleinen Eizahlen zurückzuführen. Für den Puppendurchmesser der Weibchen können gleichsinnige Beziehungen aufgestellt werden.

10. Mit zunehmender Dauer der Raupenentwicklung bis zur Puppe sinkt die mittlere Anzahl der Weibchen und ihr Puppendurchmesser wird kleiner.

11. Es werden die Folgerungen besprochen, die sich aus den mitgeteilten Versuchsergebnissen ergeben. Gifte mit rascher Wirkung bedingen umgekehrt schnelle Erholung der Überlebenden und geringe Nachwirkungen (Dinitro-o-kresol), während langsame Wirkung des Giftes in zunehmendem Maße langsamere Erholung und damit deutliche Spätwirkung der Vergiftung bis zur Eiablage erkennen läßt (Derris). Je geringer diese Unterschiede und je größer die Empfindlichkeit des Stadiums, desto schneller auch die Erholung (Stadium I). Die Anwendung des Dinitro-o-kresols hat infolgedessen auch noch beim Stadium III nur eine auslesende Wirkung, während diese nach Gebrauch von Pyrethrum oder Derris durch die bei den Überlebenden sich zeigende Spätwirkung überdeckt wird.

Schrifttum

Andersen, K. Th., Der Einfluß der Umweltbedingungen (Temperatur und Ernährung) auf die Eierzeugung und Lebensdauer eines Insekts (*Sitonea lineata*) mit postmetaboler Entwicklung und langer Lebenszeit. Z. f. angew. Ent., 1934.

Bredenkamp, J., Zur Kenntnis der Wirkungsweise der Kontaktgifte mit besonderer Berücksichtigung der Permeabilität der Insektencuticula. Z. f. angew. Ent. **28**, 1941.

Campbell, F. L., Review of information to the insecticidal value of rotenone. U. S. Dept. Agric. Bureau of Entom., 1932.

Friederichs, K. und Steiner, P., Über Nachwirkung der Begiftung des Kiefernspanners. Z. f. angew. Ent. **14**, 1930.

Görnitz, K., Methoden zur Prüfung von Pflanzenschutzmitteln. IV. Neue Apparate und Methoden. Mitt. Biol. Reichsanst. H. 46.

GÖSSWALD, K., Die Wirkung des Kontaktgiftes Pyrethrum auf Forstschädlinge unter dem Einfluß der physiologischen Disposition der Schädlinge und der Einwirkung von ökologischen Außenfaktoren. Z. f. angew. Ent. **20**, 1934.

HACKBARTH, W., Der Einfluß kurzfristig wirkender Temperaturen auf Entwicklung und Fortpflanzung von Schadinsekten. Z. Morph. und Ökol. d. Tiere **35**, 1939.

HOFMANN, CH., Der Einfluß von Hunger und Lebensraum auf Wachstum und Fortpflanzung von Lepidopteren. Z. f. angew. Ent. **19**, 1933.

JANISCH, E., Das Exponentialgesetz in der Biologie. Verlag Springer 1927.

— — Untersuchungen über die Ökologie und Epidemiologie der Nonne. Arb. Biol. Reichsanstalt **20**, 1933.

— — Über die Konstanthaltung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit im Laboratoriumsversuch. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. V, Teil 10, 1933.

— — Physiologische Grundlagen der Nonnenprognose. Anz. f. Schädlingskde. **12**, 1936.

— — Eine neue Pilzkrankheit bei Nonnenraupen. Arb. ü. physiol. u. angew. Ent. **5**. Berlin-Dahlem 1938.

— — Untersuchungen über den Massenwechsel von Schadinsekten. Z. f. Pflanzenkr. u. Pflanzensch. **9—11**, 1938.

— — Das klimatische Optimum der Nonnenraupe. Mitt. aus Forstwirtsch. u. Forstwissensch. **3**, 1938.

— — Wo liegt das Temperaturoptimum bei Pilzen? (*Aspergillus niger*)? Zentralbl. f. Bakteriol. II, Bd. **101**, 1939/40.

— — Über die Bewertung der Mortalitätsfaktoren beim Massenwechsel von Schadinsekten. Z. angew. Ent. **28**, 1941.

— — Praktische Zoologie als Wissenschaft. Arb. ü. physiol. u. angew. Ent. **9**, Berlin-Dahlem 1943.

KALANDDADZE, L., Die Wirkung von Arsenpräparaten auf die wichtigsten Forstschädlinge. Z. angew. Ent. **18**, 1932.

KLINGER, H., Die insektizide Wirkung von Pyrethrum und Derrisgiften und ihre Abhängigkeit vom Insektenkörper. Arb. physiol. u. angew. Ent. **3**. Berlin-Dahlem 1936.

KÖHLER, W., Der Einfluß verschiedener Ernährungsgrade auf äußere Körpermerkmale, Entwicklungsgeschwindigkeit, Lebensdauer und Fortpflanzung von *Ephestia kühniella*. Biol. Zentralbl. **60**, 1940.

MAERKS, H., Der Einfluß der Nahrung auf die Entwicklung der Nonnenraupe. Arb. ü. physiol. u. angew. Ent. **23**. Berlin-Dahlem 1935.

MAYER, A., Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Nonnenraupen (*Lymantria monacha* L.). Z. angew. Ent. **27**, 1940.

MÜLLER, F. P., Nachwirkungen des Berührungsstäubemittels „Lipan" auf die bei der Begiftung überlebenden Kiefernspanner. Forstwiss. Centralbl. **61**, 1939.

MORS, H., Untersuchungen zur Nonnenprognose WELLENSTEINS und die Bedeutung gradologischer Merkmale. Monogr. zur angew. Ent. Nr. 15, 1942.

RHUMBLER, L., Forstinsektenkunde. 4. Auflage. Berlin, Paul Parey, 1927.

ROEGNER-AUST, S., Der Infektionsweg bei der Polyederkrankheit der Nonne. Naturwissenschaften **34**, H. 5, 1947.

— — Der Infektionsweg bei der Polyederepidemie bei der Nonne. Z. angew. Ent. **31**, 1949.

SPEYER, W., Ein Beitrag zur Wirkung der Arsenverbindungen auf Lepidopteren. Z. f. angew. Ent. **10**, 1926.

SPRENGEL, L., Gegenwärtiger Stand der Kenntnisse über Pyrethrum als Insektengift. Anz. f. Schädlingskde. **10**, 1934.

STELLWAAG, FR., Giftwert und Giftigkeit der Insektizide I—III.

STEUDEL, W., Die Beziehungen zwischen Puppengröße und Eizahl bei der Nonne (*Lymantria monacha* L.). Mitt. aus Forstwirtsch. u. Forstwissensch. **6**, 1941.

Thalenhorst, W., Versuche über die Wirkung von Kontaktstäubemitteln auf *Pieris brassicae*. Z. f angew. Ent. **23,** 1937.

Titschak, E., Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung, II. *Tineola biselliella*. Z. wiss. Zool. **128,** 1926.

Tischler, W., Nahrung und Populationsdichte als Umweltfaktoren im Tierreich. Forschungen u. Fortschr. 21/23. Jahrg. 1947.

Voelkel, H., Nachwirkungen verschiedener Insektizide auf Seidenspinner. Mitt. d. Biol. Reichsanst. Nr. 46, 1933.

Weiss, L., Versuche über die Wirkung von Kontaktgiften auf Schmetterlingsraupen. Z. angew. Ent. **17,** 1931.

Wellenstein, G., Die Nonne in Ostpreußen. a) Überwachung der Nonne und Vorhersage ihrer Massenvermehrung. b) Vier Jahre Nonnenbekämpfung in Ostpreußen. Monographien zur angew. Ent. Nr. 15. Berlin, Paul Parey, 1942.

Zwölfer, W., Studien zur Ökologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne. Z. f. angew. Ent. **20,** 1933.

— — Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung. Ibid. **21,** 1934.

Anm.: Die neuere ausländische Literatur war dem Autor noch nicht zugängig.

Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum Hamburg

Die Malariamückenbrutplätze Nordgriechenlands und ihre Sanierung

Von

HERBERT WEIDNER

Mit 13 Abbildungen

„Ein Sumpf zieht am Gebirge hin,
Verpestet alles schon Errungene;
Den faulen Pfuhl auch abzuziehn,
Das letzte wär' das Höchsterrungene."
GOETHE (Faust II, 11 559—11 562).

Einleitung

„Im ägäischen Nordraum ist die Malaria eine auffällig landschaftlich gebundene Erscheinung." Zu diesem Urteil des Geographen J. H. SCHULTZE (1937) muß ein jeder kommen, der einmal eine morphologische Karte (Abb. 1) mit einer Malariakarte (Abb. 2) dieses Gebietes vergleicht. Er sieht daraus ohne weiteres, daß in dem durch die starken Gegensätze von Ebene und Gebirge charakterisierten Land die wasserreichen und sumpfigen Ebenen die Hauptmalariagegenden sind, während mit einer Zunahme der Erhebung über den Meeresspiegel zugleich auch eine Abnahme der Malaria erfolgt, bis die hohen Gebirge so gut wie vollständig malariafrei sind.

Diese landschaftliche Gebundenheit der Malaria wurde bereits im Altertum erkannt[1]). Der griechische Philosoph und Arzt EMPEDOKLES aus Agrigent in

[1]) In Griechenland scheint die Malaria schon in prähistorischer Zeit einheimisch gewesen zu sein, wenn auch DIMISSA (1937) vielleicht etwas zu weit geht, wenn er die sagenhaften Arbeiten des HERKULES, wie seinen Kampf mit der lernäischen Schlange und die Vertreibung der Kentauren aus der Höhle von Pholos als Symbole für die in vorgeschichtlicher Zeit durchgeführten Malariabekämpfungsversuche deutet. Auch soll die von HOMER im 22. Gesang der Ilias Vers 31 *πυρετός* genannte Krankheit Malaria sein. Unzweideutig indessen wird sie in den aus dem 6. oder 5. vorchristlichen Jahrhundert stammenden Mysteriendichtungen beschrieben (LIVADAS and SPHANGOS, 1941). Besonders auf Grund von Sprachstudien macht JONES (1907) wahrscheinlich, daß die Malaria erst um diese Zeit durch infizierte Soldaten aus Ägypten eingeführt wurde bzw. sich besonders stark ausgedehnt hat. Bekräftigt wird seine Vermutung dadurch, daß im 4. Jahrhundert v. Chr. vorwiegend die Erwachsenen von Malaria befallen wurden, während in einem alten Malarialand — wie Griechenland jetzt ist — diese weitgehend immun gegen sie sind und nur die Kinder unter ihr leiden. Vielleicht ist auch

Sizilien (492—432 v. Chr.) ist der erste, von dem uns überliefert wird, daß er um die Einflüsse der Wasserverhältnisse auf die Gesundheit der Menschen wußte und aus dieser Erkenntnis heraus die Stadt Selinus, eine Kolonie der Megarer an der Südwestküste Siziliens, von der Malaria durch Kanalbau befreit hat (MANDEKOS, 1940), weshalb ihm deren Bewohner, wie er später einmal unerwartet bei einem ihrer Feste erschien, als ihrem Heiland, wie einem vom Olymp zu ihnen niedergestiegenen Gotte, huldigten (CAPELLE, 1938). Vielleicht ist ihm aber darin bereits der Volksstamm der Minyer zuvorgekommen, wie ihre bei Ausgrabungen in Böotien wieder entdeckten Dränagearbeiten wahrscheinlich machen (LIVADAS and SPHANGOS, 1941) [1]). Der griechische Arzt HIPPOKRATES (geb. um 410 v. Chr. in Kos, gest. um 359 oder 377 zu Larissa), der uns eingehende Beobachtungen über die klinischen Erscheinungen und die Epidemiologie der Malaria hinterlassen hat, brachte die Milzvergrößerungen, eine charakteristische Folgeerscheinung der chronischen Malaria, mit dem Leben in sumpfiger Umgebung zusammen, ohne allerdings die Zusammenhänge mit der Malaria zu erkennen [2]). Ein halbes Jahrtausend später gab der griechische, aus Pergamon in Kleinasien stammende, meist aber in Rom wirkende Arzt GALENOS (um 130—201 n. Chr.) der Theorie von der Entstehung dieser Krankheit aus den Ausdünstungen der Sümpfe eine klassische Formulierung, von der die Krankheit ihren Namen erhielt, unter dem sie heute noch bekannt ist: Malaria.

Aber ganz so einfach liegen die Verhältnisse doch nicht, wie sie sich GALENOS vorgestellt hat. Es dauerte noch mehr als 1½ Jahrtausende, bis durch die Arbeiten von JOHANN WILHELM MEIGEN (1818 Beschreibung der Stechmückengattung *Anopheles*), CHARLES LAVERAN (1880 Entdeckung des Malariaparasiten im Blut des Menschen), RONALD ROSS (1898 Erforschung der Entwicklung der Vogelmalaria), BATTISTA GRASSI (1898 Beschreibung des vollständigen Entwicklungsganges der Malaria tropica in der Mücke und im Blut des Menschen) u. a. m. der Entwicklungskreislauf der Malariaerreger durch Mensch und *Anopheles* erkannt werden konnte und damit auch die Gründe dafür, daß das Vorkommen der Malaria in erster Linie von den Wasserverhältnissen einer Landschaft abhängig ist, nämlich deshalb, weil diese dazu geeignet sein müssen, den die Malaria übertragenden *Anopheles* Brutplätze zu gewähren.

---

das im Altertum sprichwörtliche einfältige Wesen der Böotier, die in dem am stärksten malariaverseuchten Gebiet Mittelgriechenlands um den Kopaisee wohnten, ebenso wie die gleichfalls sprichwörtliche Dummheit der Abderiden, der Bewohner der schlimmsten Malariagegend Nordgriechenlands, der Stadt Abdera im Nestosdelta, mit der Malaria in ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Auch glaubt derselbe Verfasser, daß durch die Malaria der Charakter des griechischen Volkes verweichlicht und damit der Untergang seiner Kultur eingeleitet wurde — das Wort *μελαγχολία* nämlich, das damals im griechischen Wortschatz zuerst auftaucht, bezeichnet den Zustand eines Menschen, der *ἡ μέλαινα χολὴ* (= die schwarze Galle) hat, aus der nach ORIBASIUS VI, 12 die Malaria entsteht, d. h. also *μελαγχολία* bezeichnet den geistigen Depressionszustand, der in Begleitung der einer überstandenen Malaria folgenden Blutarmut auftritt.

[1]) Vor den Einfällen der Herakliden in den Peloponnes (1100 v. Chr.) hatten die Minyer die periodischen Anschwellungen des Kopaisees durch die wundervollen Schleusen oder Abzugskanäle, welche eine Meile weit durch den Ptoon ins euböische Meer führen, verhindert. Als aber die äolischen Böotier um jene Zeit das Reich der Minyer zerstörten und sich dort festsetzten, verstopften sich die Abzugskanäle, und natürlich hieß es, HERKULES, der Stammgott der Thebaner, habe es getan. Aber die Katabothra erregen noch jetzt die Bewunderung aller Reisenden. Gründliche und treffliche Erörterungen darüber finden sich in K. O. MÜLLER, Geschichte hellenischer Stämme Bd. 1, Breslau 1820. (Nach SPRENGEL, K., II. Teil, S. 177.)

[2]) HIPPOKRATES, *περὶ ἀέρων*, KÜHN, I, 533: *τοῖσι δὲ πίνουσι* [sc. *ὕδατα ἑλώδεα καὶ στασιμα καὶ λεμναῖα*] *σπλῆνας μὲν μεγάλους εἶναι.*

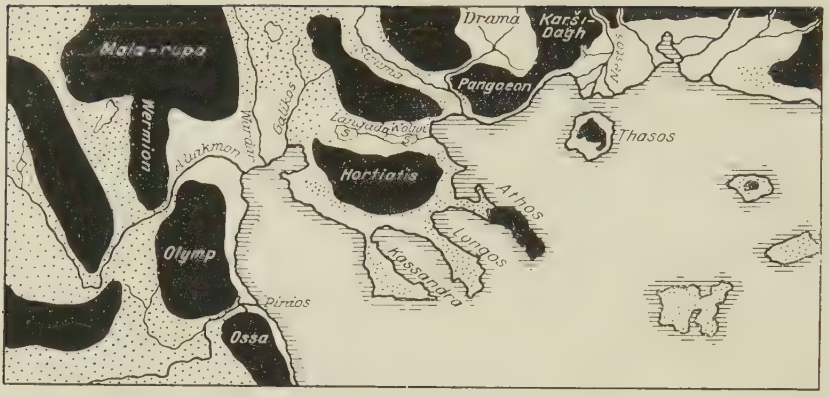

Abb. 1. Geomorphologische Karte von Nordgriechenland (Skizze). Schwarz: Gebirge, punktiert: Hügelland oder Hochebenen, ungezeichnet: Tiefebenen

Die landschaftlichen Voraussetzungen für das Auftreten der Malaria und die Folgen, die sich aus den vom Menschen verursachten Veränderungen der Landschaft für die Malaria sowohl im positiven als auch im negativen Sinn ergeben, sollen in der vorliegenden ökologischen Studie an Hand des wegen seiner Vielseitigkeit wohl einzigartigen Beispiels Nordgriechenland betrachtet werden.

Die Malariaüberträger Nordgriechenlands

In Nordgriechenland kommen folgende *Anopheles*-Arten als Malariaüberträger in Betracht:

Abb. 2. Malariakarte von Nordgriechenland (Skizze kombiniert nach den Karten von RONNEFELD und HABS 1944). Schraffiert: Malariagebiete, doppelt schraffiert: starke Malariagebiete, nicht gezeichnet: malariafreie Gebiete[1])

[1]) Grundlage bildet der Milzindex, der alljährlich durch die Untersuchung der Milzvergrößerung, einer Folge chronischer Malaria, bei den Schulkindern festgestellt wird. Über seine Berechnung gibt jedes Lehrbuch, in dem die Malaria behandelt wird, Auskunft.

1. *Anopheles maculipennis* Meigen 1818, und zwar in den beiden Rassen *maculipennis maculipennis* Meigen und *maculipennis subalpinus* Hackett et Lewis 1935.
2. *Anopheles sacharovi* Favre 1903 (= *A. elutus* Edwards 1921).
3. *Anopheles superpictus* Grassi 1899.
4. *Anopheles claviger* Meigen 1804 (= *bifurcatus* Meigen 1818) ist vorwiegend Freilandtier, wenn er auch gelegentlich, im Frühjahr und Herbst, in Ställen und Wohnungen angetroffen wird. Als Malariaüberträger spielt er in Griechenland keine oder nur eine untergeordnete Rolle, so daß er hier vernachlässigt werden kann.

Von den drei ersten Arten ist *A. sacharovi* aus den folgenden Gründen der gefährlichste Malariaüberträger:

1. Er ist — wenigstens in Makedonien — stärker anthropophil als die beiden anderen Mückenarten. Dieses Verhalten ist sowohl durch Untersuchung des Blutes in den Mückenmägen (Barber and Rice, 1935 a und b), als auch experimentell (Balfour und Hadjinicolau nach Livadas and Sphangos, 1941) nachgewiesen. Martini (1939) hält diese Versuche Barbers und seiner Mitarbeiter nicht für beweiskräftig dafür, daß die beiden Mückenarten sich hinsichtlich der Vorliebe für Tier- oder Menschenblut voneinander unterscheiden, sondern er führt die Ergebnisse von Barber auf eine verschiedene Wirkung des Kleinklimas auf die Mücken zurück. Er meint, daß *A. sacharovi* am Ort der nächtlichen Blutmahlzeit länger verweilt, während *A. maculipennis* in stärkerem Maße nachts wieder aufliegt. Welche Erklärung die richtige sein mag, kann ich nicht entscheiden, daß aber *A. sacharovi* die Nähe des Menschen mehr sucht als *A. maculipennis* und *superpictus* steht fest, wie auch z. B. aus meinem Mückenfangergebnis vom 4. August 1943 in dem Gut Akrolimnon hervorgeht, das in dem Verlandungsgebiet zwischen Langada- und Wolwisee liegt. Hier ist ein vorwiegendes *sacharovi*-Gebiet. Im Pferdestall, wo man gewöhnlich Anophelen in großer Anzahl fangen kann, konnte ich trotz eingehenden Nachsuchens und trotz reichlicher Besetzung mit Pferden kaum Mücken finden. Im Schlafraum der Arbeiter dagegen befanden sie sich in großer Menge. Diese waren ausnahmslos *A. sacharovi*. In *A. maculipennis*- und *superpictus*-Gebieten findet man in den Pferdeställen regelmäßig mehr oder wenigstens ebenso viele Mücken als in den Schlafräumen der Menschen.
2. Der Sporozoitenindex, d. h. die Zahl der Mücken, die mit Malariaparasiten infizierte Speicheldrüsen haben, ist bei *A. sacharovi* größer als bei den anderen beiden Arten (Barber and Rice, 1935 b).
3. Die Sporozoiten degenerieren in den Speicheldrüsen von *A. sacharovi* langsamer als in den Speicheldrüsen von *A. superpictus* und *maculipennis* (Barber nach Mandekos, 1940).

Punkt 2 und 3 sind Artunterschiede, nach MARTINI (1939) bedingt durch das verschiedene Verhalten gegenüber den mikroklimatischen Bedingungen. *A. sacharovi* hält sich an den wärmsten Plätzen im Stall und in den Wohnungen auf und fördert dadurch die Entwicklung des Malariaparasiten in seinem Körper, während die anderen *Anopheles*-Arten sich mehr im Freien, an kälteren Stellen aufhalten, was der Entwicklung des Malariaparasiten in ihrem Körper weniger günstig ist.

Jede dieser drei Malariamückenarten hat ihre charakteristischen Brutplätze, und zwar bevorzugt *A. maculipennis* stehende Gewässer mit sauberem Wasser und reicher lockerer und niedriger Vegetation, die flach dem Wasserspiegel aufliegt oder nur wenig vertikal aus dem Wasser herausragt. Auch auf Algenkissen halten sich die Larven gerne auf; geschlossene Decken von Wasserlinsen (*Lemna*) dagegen, sowie dichte Schilf- (*Phragmites*-) Bestände und den größten Teil des Tages beschattete Wasser werden gemieden. Der Grund dafür ist bei der angegebenen Vegetation außer der starken Beschattung, den sie verursacht, die Behinderung der Larven bei der Atmung, und zwar bei *Lemna* durch die vollkommen überdeckte Wasseroberfläche, so daß den Larven einfach unmöglich ist eine Kommunikation ihrer Atemöffnungen mit der Luft herzustellen, und bei *Phragmites* dadurch, daß durch die Bewegung der langen Schilfrohrstengel im Wind die Wasserfläche für die Larven zu unruhig wird. So finden wir denn diese vorzüglich in kleinen und großen Sümpfen, an den bewachsenen Ufern von Seen und langsam fließenden Flüssen, von Altwassern und toten Flußarmen (Abb. 3), in verkrauteten Gräben, in Wasseransammlungen aller Art, die z. B. durch ständig laufende Brunnen, durch undichte Mühlgräben, in Materialgewinnungsgruben, in Quellgebieten, in Viehtränken, in Zisternen, Zierbecken und anderen Wasserreservoiren ent-

Abb. 3. Brutplatz von *A. maculipennis* am Rand eines Altwassers (im Bild links)

stehen. Unter Umständen vertragen sie auch einen schwachen Salzgehalt, nach Livadas and Sphangos (1941) 0,02—0,7 %, im Laboratorium bis 1 %.

Die Larven von *A. sacharovi* haben im wesentlichen dieselben Brutplätze wie *A. maculipennis*, doch vertragen sie einen höheren Salzgehalt: nach Hacket und Missiroli (1935 zit. Weyer, 1942) auf Kreta 2,4 % und nach Pandazis (zit. Livadas and Sphangos, 1941) sogar 3,13 %. Ich selbst habe leider keine Möglichkeit zur Bestimmung des Salzgehaltes von Brutplätzen gehabt. *A. sacharovi* ist typisch für die Sümpfe der Küste und für besonders stark erwärmte Wasserstellen der Ebenen, deren Boden in Griechenland immer mehr oder weniger salzhaltig ist (Eichler, 1949).

Vollkommen andersartig sind die Brutplätze von *A. superpictus*. Er ist ein typischer Bach- und Flußbettbrüter und kommt sowohl im Gebirge als auch im Hügelland und in der Ebene vor, überall da, wo eine seichte, gut durchwärmte Wasserrinne über Steine oder Geröll strömt. Die Larven halten sich im Strömungsschatten der Steine — oft auch unter ihnen —, in ruhigen Buchten, auf Algen- (*Spirogyra*-) Watten auf. Mit ihrem Hinterende legen sie sich gern an den Rand des Ufers oder eines Steines an, so daß dieser dadurch wie bewimpert aussieht. Sie lieben den ganzen Tag besonnte und vegetationslose Stellen. In ganz seichten, mit Wasser gefüllten Vertiefungen neben dem eigentlichen Flußlauf, die z. B. durch einen Tritt im Kies des Bettes entstehen, können sich zahllose Larven befinden. Immer aber muß der Untergrund steinig oder sandig sein, ist er schlammig, so kommen sie dort nicht vor. An ihrer Stelle finden wir dann die Larven von *A. maculipennis*. Die Larvenbelegung der in ihrem Unterlauf ausgetrockneten Bäche beginnt in der Regel erst einige 100 m oberhalb der unteren Grenze der Wasserführung.

I.

Die Entstehung der wichtigsten Malariamückenbrutplätze in Nordgriechenland

Die Bekämpfung der Malaria geht zum großen Teil auf eine Sanierung bzw. Beseitigung der Mückenbrutplätze aus. Diese kann aber nur dann erfolgreich sein, wenn man die Entstehung der Brutplätze in ihren wechselreichen Beziehungen zur Landschaft und zum Menschen betrachtet. Nach ihrer Entstehung können wir die Brutplätze einteilen in:

I. natürliche Brutplätze, entstanden durch
   1. Gebirgsbildung,
   2. Aufschüttung der Flüsse,
   3. maritime Anschwemmungen,
   4. artesische Quellen,

5. periodische Grundwasser- und Seespiegelschwankungen,
6. Austrocknung von Wasserläufen unter Hinterlassung von Restpfützen;

II. anthropogene, d. h. durch die Tätigkeit des Menschen direkt oder indirekt geschaffene Brutplätze, die entstanden sind durch
1. Waldverwüstung,
2. artesische Brunnen,
3. falsch ausgeführte oder schadhaft gewordene Meliorationsarbeiten,
4. Materialgewinnungsgruben,
5. Reisfelder und andere Bewässerungsanlagen,
6. Wasserleitung, Zisternen, Zierbecken und andere Wasserreservoire.

Bei dieser Einteilung muß beachtet werden, daß es sich lediglich um ein Schema handelt. In Wirklichkeit gibt es nämlich kaum Brutstätten, die nur von einem einzigen dieser Faktoren bestimmt werden; denn fast alle entstehen durch das Zusammenwirken einiger dieser Faktoren. Daher ist es auch nicht möglich reine Beispiele für diese einzelnen Typen zu geben, sondern wir können nur Brutplatztypen betrachten, bei denen vorwiegend der eine oder der andere Faktor wirkt.

1. Vorwiegend durch Gebirgsbildung und Waldverwüstung entstandene Brutplätze

Maßgebend für die Bildung der Mückenbrutplätze sind wie für die Ausgestaltung des modernen Reliefs Nordgriechenlands die jüngsten geologischen Vorgänge. Der Nordgriechenland kennzeichnende Gegensatz zwischen Gebirge und Ebene ist in seiner heutigen Form die Folge gewaltiger Schollenverschiebungen um mehrere hundert bis tausend Meter in zwei Schüben in alt- und jungdiluvialer Zeit, in denen die alten im Algonkium sedimentierten und in der variskischen Faltung (also im Karbon) gefalteten Gesteine der sogenannten thrakischen Masse, Gneise, Glimmerschiefer und Marmore, aus den sie überdeckenden tertiären und quartären Sedimenten hochgehoben und mit diesen zum Kettengebirge umgestaltet wurden. So entstanden drei Großlandschaften, die eine Gliederung des Gebietes ermöglichen. Im Osten das Rhodopemassiv, im Westen von ihm durch den im Eozän gefalteten Kreideflysch der Wardarzone getrennt das pelagonische Massiv und zwischen beiden das stark zerstückelte Malarupamassiv. Zwischen diesen weitgehend malariafreien Gebirgen breiten sich die fiebergeschwängerten Ebenen aus, die uns hier als Unterlagen für die Mückenbrutplätze besonders interessieren. Von ihnen sind zwei Arten zu unterscheiden: Grabenbrüche, wie die Ebenen von Drama, Serres und Langada und Aufschüttungsebenen wie die Kampania westlich von Saloniki.

a) Die Mückenbrutplätze der Ebene von Drama

Die ausgedehnten Mückenbrutplätze der 758 qkm großen Ebene von Drama, die 1922 117 qkm verschlammtes und versumpftes Gebiet — davon der Sumpf von Philippi allein mit 95 qkm — und dazu noch 43 qkm periodisch überschwemmtes Land enthielt, sind vorwiegend tektonisch bedingt. Wie ein Blick auf die tektonische Karte (Abb. 4) zeigt, ist diese Ebene eine sich seit dem Diluvium senkende Scholle, deren Kippung nach Südwesten jetzt noch anhält, wie das rück-

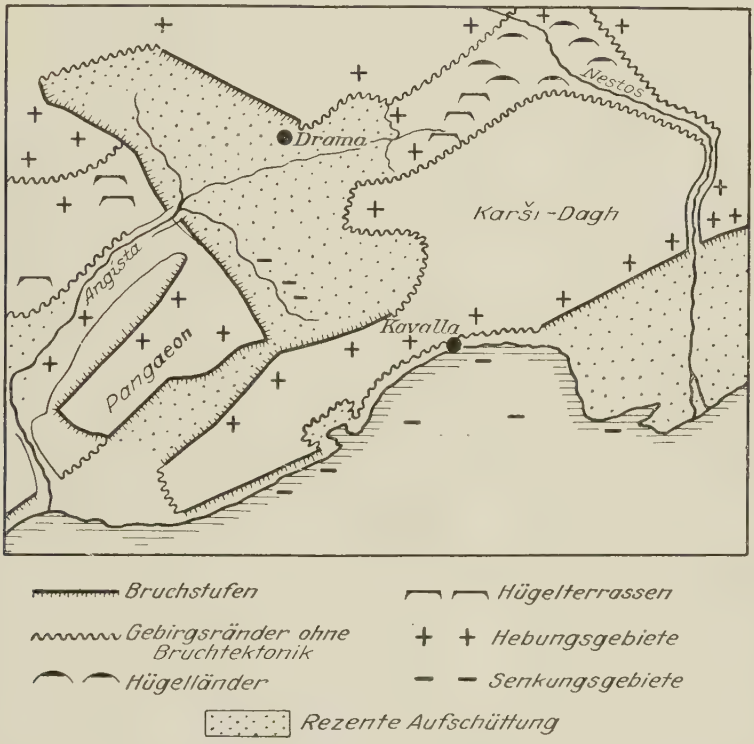

Abb. 4. Tektonische Karte des Beckens von Drama (Nach J. H. SCHULTZE, 1937)

wärtige Gefälle der Schuttfächer und der Gesamtcharakter des die Ebene im Westen begrenzenden Pangaeonrandes beweisen. Auch der tertiäre Sattel von Kavalla im Südosten der Ebene stieg im Quartär rund 150 m. Auf ihm, hoch über der heutigen Ebene sind noch die Spuren eines alten Flußlaufes zu erkennen, der im Neogän die Ebene von Drama nach dem Südosten entwässerte, während jetzt ihre Entwässerung allein nach dem Südwesten durch die Angista erfolgt, aus deren Talform bei ihrem Durchbruch durch den Riegel des Pangaeon klar zu erkennen ist, daß es sich um ein antezedentes Tal handelt; d. h. der Flußlauf war bereits vor der Hebung des Pangaeon, die, wie bereits erwähnt, im Diluvium begann, vorhanden. Durch gesteigerte

Tiefenerosion konnte er mit der Gebirgshebung Schritt halten und seine Talfurche in demselben Maße eintiefen, wie das Gebirge in die Höhe wuchs.

Da diese Niveauverschiebung zwischen Ebene und Gebirgsriegel auch in historischer Zeit noch nicht beendet ist, muß sich der Fluß immer wieder erneut tiefer in den in Hebung begriffenen Riegel einschneiden. Dadurch kommen Wasserstauungen zustande und so standen 1922 Teile der Ruinen von Philippi unter Wasser, wo vor der vollständigen Vernichtung der Stadt im Anfang des 18. Jahrhunderts noch Menschen gewohnt hatten; also ein deutlicher Beweis dafür, daß die Sümpfe in historischer Zeit zugenommen haben.

Außer der Niveauverschiebung hat aber auch der Mensch nicht wenig zur Bildung dieser Mückenbrutplätze beigetragen, und zwar durch die rücksichtslose Waldverwüstung auf dem umgebenden Gebirge. Die Bergwerke des Pangaeon und des Karši-Dagh sowie die Schiffsbauten von Kavalla fraßen das Holz. Die Köhler verbrauchten den Wald zur Herstellung der für die Verhüttung der Erze notwendigen Holzkohle, die Hirten brannten den Wald nieder, um die Weideflächen zu vergrößern, die Bauern taten dasselbe zur Gewinnung neuen Ackerlandes und oft vernichtete dabei das Feuer mehr, als ursprünglich beabsichtigt war. Weite Waldstreifen entlang der Straßen wurden abgeholzt, um die Räuber besser bekämpfen zu können. Schließlich schädigte auch die Harzgewinnung die Bäume sehr. Unter der Türkenherrschaft, wo jede planvolle Forstwirtschaft fehlte, galt ein großer Teil des Waldes als Allgemeingut, wo jeder schlagen konnte, was und wo er wollte. Das Aufkommen eines neuen Hochwaldes aber verhindern restlos die genäschigen Ziegen, die alle frischen Triebspitzen der jungen Bäumchen abbeißen, so daß sich nur ein aufgelockerter Bestand niedriger Büsche bilden kann. Diese Vernichtung des Waldes führte aber auch zu einer Vernichtung der ganzen Kultur.

In den Küstengebieten und Niederungen sowie auf den diese umgebenden Höhen (von 400—1000 m) Nordgriechenlands herrscht Mittelmeerklima, das nach der Klassifikation von KÖPPEN als Csa-Klima in den Niederungen und Csb-Klima im Gebirge zu bezeichnen ist. Es sind also beides warme, sommertrockene Klimate, deren regenreichster Monat, November oder Dezember, mehr als dreimal soviel Niederschlag als der regenärmste, Juli oder August, bringt [1]), wobei in den Ebenen die mittlere Temperatur des wärmsten Monats größer als 22 ° C ist, während sie im Gebirge unter 22 ° C liegt, aber länger als 4 Monate höher als 10 ° C beträgt. Praktisch können

[1]) Mittlere Regenmenge in Millimeter nach L. SCHULTZE (1927):

Station	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
Saloniki . .	42	35	42	51	58	43	**26**	31	42	60	**74**	50
Kavalla . .	76	68	67	41	58	50	27	**16**	29	41	78	**118**

wir in diesem Klima eigentlich nur 2 oder 3 statt 4 Jahreszeiten unterscheiden, nämlich eine Regenzeit, die in eine winterliche kalte Zeit und in die frühlingsmäßige warme Wachstumzeit zerfällt, und eine warme Trockenzeit. Dabei ist beachtenswert, daß die geringen Niederschläge, die in den trockenen Monaten fallen, an einigen wenigen Tagen in Form von Gewitterregen niedergehen, die den Boden kaum anfeuchten. Zudem nehmen die Niederschläge landeinwärts ab. „Bei solcher mehrfacher Ungleichmäßigkeit erhält der Wald infolge seines ausgleichenden Funktionscharakters eine besondere Bedeutung für eine, soweit möglich ausgeglichene Wasserversorgung. Seine Zerstörung muß sich in einer Betonung der Extreme äußern" (Heske, 1943). Die Gebirge zwingen nämlich die vom Meer kommenden Winde zum Aufsteigen und dabei zur Kondensation ihres Wassergehaltes, also zur Wolken- und Niederschlagsbildung. Diese Kondensationswirkung der Gebirge wird zudem noch durch den Wald gesteigert. „Darüber hinaus aber verleiht erst der Vegetations- und besonders der Waldbewuchs durch die eigenartige in seinem Bereich zur Ausbildung gelangende poröse, schwammartige Architektur des Bodens der Gebirge die weitere zusätzliche Fähigkeit, das kondensierte Wasser aufzufangen, es durch Versickerung zu konservieren und damit ein rasches, nicht nur biologisch und wirtschaftlich nutzloses, sondern darüber hinaus auch destruktives (Erosion!) Abfließen zu verhindern. In den Gebirgen fallen die Niederschläge häufig in Gestalt länger anhaltender Landregen, feiner Nebelregen und Schnee. Diese Arten des Niederschlages sind besonders günstig für ein Eindringen in den Boden. Die für die Kondensation notwendige Niveaudifferenz bringt automatisch die Gefahr destruktiven Abfließens mit sich. — Der natürliche Vegetationsbewuchs und besonders der Wald erst bannen diese Gefahr und lassen das biologisch und kulturell an sich neutrale, ja beim hemmungslosen Abfluß über die Gebirgshänge naturnotwendig destruktive Niederschlagswasser dienstbar werden!" (Hekse, 1943). Die Wasserführung der Flüsse wird dadurch aber ausgeglichener, trotz der verschieden starken Niederschläge in den einzelnen Monaten.

Was geschieht nun aber, wenn das Gebirge des Waldes beraubt wird? Anstatt der im Wald häufigen Landregen nimmt der heftig fallende Platzregen den ersten Platz ein. Nur der kleinste Teil der Regenwasser wird teils durch Verdunstung oder durch die Pflanzen verbraucht, teils dringt er in den Boden ein und sammelt sich im Grundwasser, dessen Stand klimabedingten jahreszeitlichen Schwankungen sehr stark ausgesetzt ist. Es ist daher auch nicht fähig, viele Quellen und Bäche zu speisen, und wenn die Niederschläge im Trockensommer aufhören, dann versiegen auch vielfach die Quellen. Daher wiegen in diesen Gebieten periodische Bäche und Flüsse vor den Dauerflüssen vor, während in dem bewaldeten Quellgebiet im Trockensommer die Wasserläufe zwar auch kleiner werden, aber doch niemals ganz austrocknen, wie z. B. der Esketse Potamos und Xeropotamos,

die im Sommer den Buru Gol nicht erreichen, sondern kurz vorher in ihrem eigenen Schutt versiegen. Am Ende des Trockensommers sind in den Bachbetten dann nur noch einige wenige Tümpel vorhanden, ideale Mückenbrutplätze. Der größte Teil der Regenwasser aber fließt in gewaltigen Sturzbächen über den wenig porösen, durch die Tritte der Weidetiere in der Regenzeit festgestampften oder im Trockensommer zu feinstem Staub zermalenen Boden ohne die Möglichkeit tiefer einzudringen, ab. In der Regenzeit aber schneiden die Flüsse tief in den Untergrund ein und schaffen damit steile Böschungen, wo flächenweiser Abtrag wirksam wird. Durch die starke Erosion führen die Flüsse ungeheuere Schuttmassen mit sich, die sie beim Verlassen des Gebirges allmählich ablagern und so große Schuttkegel aufschütten und dadurch die Bildung versumpfter Niederungen begünstigen. Sie verbauen sich damit immer wieder ihr eigenes Bett, spalten sich dadurch in viele Arme und Altwasser auf, stauen Seen auf, die sie später wieder zuschütten, und ihr Lauf mäandert. Große Gebiete werden überschwemmt, auf denen sie beim Zurücktreten in das eigentliche Flußbett mehr oder minder große Tümpel hinterlassen, deren Wasser nicht in die Erde eindringen kann, da der Untergrund von den Flüssen mit dem Kies und Schotter abgelagerter wasserundurchlässiger, kolloidaler Ton ist, der durch die Zersetzung der oft stark feldspathaltigen Gesteine ihrer Quellgebiete entstanden ist. Sie bleiben so stehen, bis sie verdunsten. Dies dauert aber so lange, daß sich zahlreiche Stechmücken in ihnen entwickeln können. Dafür, wie verschieden die Wasserführung dieser Flüsse ist, mag die Angista ein Beispiel geben:

Wasserführung der Angista beim Ausfluß aus der Klamm in cbm/sec

Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
38,8	**52,1**	45,8	42,0	34,5	31,9	24,6	16,1	**14,1**	15,3	17,7	21,6

Februar und März sind als Ende der Regenzeit die Maximalmonate, in denen ein großer Teil der Niederschläge oberflächlich abrinnt, nachdem sich früher die Bodenhohlräume mit Wasser gefüllt haben. Die Minimalmonate August und September liegen im Trockensommer, nachdem der Grundwasservorrat verbraucht ist (J. H. SCHULTZE, 1937).

Das Wechselspiel zwischen Landschaft, Malaria und Kultur spiegelt die Geschichte der Kulturlandschaft von Philippi wider.

Im westlichen Pangaeon und an den Abhängen des Karši-Dagh wurde schon von den Phöniziern ein ertragreicher Goldbergbau getrieben. Im zehnten vorchristlichen Jahrhundert griff die griechische Kolonisation von Thasos aus auf das Festland über und erreichte auch das von den Thrakern bewohnte, goldreiche Becken. In ihm wurden als Vorgängerinnen des späteren Philippi Krenides und Daton gegründet. Auch die Stadt Skapte Hyle (= gerodeter Wald!), wo die Frau des griechischen Geschichtsschreibers THUKYDIDES (456—396 v. Chr.) begütert war, lag hier. 475 v. Chr. eroberte das neu erstarkte Athen unter dem König KIMON das reiche Land für die Thraker zurück und durch die großen Einnahmen an Gold,

Getreide, Schiffbauholz, Fischen usw. erlebte Athen eine neue Blütezeit. 356 endlich machte sich der Makedonierkönig PHILIPP II. (359—336 v. Chr.) das Land untertänig und brachte es zu einer gewaltigen Blüte. Er vereinigte mehrere kleinere Siedlungen, darunter wohl auch Daton und Krenides, zu einer großen Stadt, die er mit Mauern umgab und nach sich selber Philippi nannte. Diese Gründung wuchs im Altertum zu einer bedeutenden Großstadt mit 450 000 Einwohnern heran. Unter PHILIPP wurden bereits — allerdings aus landwirtschaftlichen Interessen — die ersten Meliorationsarbeiten im angrenzenden Überschwemmungsgebiet durchgeführt, der Auenwald gerodet und von Entwässerungsgräben durchzogen. Das Land wurde unter den Pflug genommen. Der griechische Philosoph THEOPHRASTOS aus Eresos auf Lesbos (390—305 oder 284 v. Chr.), der die Notwendigkeit der Entwässerung schildert, meint, daß dadurch das Klima „milder" geworden sei (J. H. SCHULTZE, 1937). Es wuchs die Kultur, die Sumpffläche verringerte sich. Auch im Römerreich behielt Philippi seine Bedeutung. Als OKTAVIAN und ANTONIUS das republikanische Heer unter CASSIUS und BRUTUS in der Paßstellung zwischen Sumpf und Gebirge bei Philippi 43 v. Chr. entscheidend geschlagen hatten, wurde die Stadt als Ackerbau- und Militärkolonie Colonia Augusta Julia Philippi vom Kaiser AUGUSTUS (regierte von 31 v. Chr. bis 14 n. Chr.) besonders begünstigt und die Verbindungsstraße Roms mit seinen östlichen und kleinasiatischen Provinzen, die Via Egnatia, durch die Stadt geführt. Aber auch nach der Teilung des Römischen Imperiums blühte die Stadt in der byzantinischen Zeit weiter. Der um 1200 am Hof des Königs ROGER von Sizilien lebende arabische Geograph, der Marokkaner EDRISI, der eine auf vielen Reisen erworbene gründliche Kenntnis der Mittelmeerländer besaß, nennt Philippi ein wahres Zentrum des Handels und Gewerbes. Dann aber wird es ruhiger um die Stadt. 1380 eroberten die Türken das Gebiet. Unter Sultan SULEYMAN II. (regierte von 1520—1566) wurden die Berge durch Raubbau vollständig abgeholzt, die Abtragung der Flüsse dadurch gewaltig gesteigert (HADJIDAKIS). Der Ausfluß des Beckens von Philippi versandete, die durch die Meliorationsarbeiten im Altertum fruchtbar gemachte Ebene versumpfte. Durch den Anbau von Reis förderten die Türken die Versumpfung noch weiterhin. Mit der Versumpfung nahmen die Mückenbrutplätze an Ausdehnung zu und damit auch die Malariaerkrankungen unter der Bevölkerung. Diese starb an Malaria oder wanderte aus. Anfang des 18. Jahrhunderts wurde die stark zurückgegangene Stadt durch Erdbeben und Feuersbrunst gar gänzlich vernichtet. Einige traurige Ruinen, drei akropolisartige Türme auf einem 290 m hohen Hügel und vier hohe Ruinensäulen mit Bogenbildungen in der Ebene, deren Fuß immer mehr vom Sumpf umspült wurde, zeugen von der vergangenen Pracht einer Weltstadt, die letzten Endes von der Malaria ausgerottet wurde. Die enorme Zunahme der Mückenbrutplätze wurde aber nur zum Teil durch das Absinken der menschlichen Kultur verursacht; denn auch die jugendliche Südwestkippung der Ebene hat wesentlich zu ihrer fortschreitenden Versumpfung beigetragen, da dadurch ihr Abfluß gehemmt wurde.

Erst 1922 hat man wieder mit einer Trockenlegung des malariaschwangeren Sumpfes aus den Mitteln der Rockfeller-Stiftung begonnen. Die amerikanische Firma Monks-Ulen Co. hat durch großangelegte Kanalisationsarbeiten diese Sümpfe trockengelegt und Hochwasserschutz- und Korrektionsarbeiten an den Flüssen Angista, Drama und Doxaton durchgeführt. Insbesondere galt es den Abfluß der Ebene zu erleichtern durch eine Erweiterung der Angista, wozu eine Bewegung von 275 000 cbm Gestein als nötig errechnet wurde. Bis 1941 wurden durch diese Arbeiten 8000 ha Land vor Überschwemmung geschützt und 9000 ha ganz oder teilweise trockengelegt (E. T. Y. E. M., 1941).

b) Die Mückenbrutplätze des Beckens von Serres

Ganz ähnliche Verhältnisse wie in der Ebene von Drama herrschen auch im Becken von Serres. Doch unterscheidet sich dieses durch das Vorhandensein eines aus stark gestörtem Tertiär bestehenden Hügellandes, das sich zwischen Gebirge und Schwemmland des Flusses einschiebt, wie die folgende Gegenüberstellung zeigt (nach J. H. SCHULTZE, 1937):

Becken von Serres	Ebene von Drama
Gebirge (kristallin und Tertiär)	Gebirge (kristallin, meist Marmor)
Steilabfall (teils erosiv, teils bruchtektonisch)	Steilabfall (meist Bruchstufe, aber auch erosiv)
Hügelland (stark gestörtes Tertiär)	—
Schwemm- und Schuttfächer (Quartär)	Schwemm- und Schuttfächer (Quartär)
Breite Strumaterrassen	—
Ebene, Achinossee und Sumpf (Alluvium)	Ebene und große Sümpfe, kein See (Neogen, Quartär oder reines Alluvium)

Außerdem ist die Struma, die es durchfließt, ein Fluß, der aus dem bedeutend niederschlagsreicheren bulgarischen Rilagebirge kommt, einem Gebiet, das der Cfb-Klimazone KÖPPENS angehört, also dem dauernd feuchten, temperierten Buchenklima, und daher immer reichlich Wasser führt:

Wasserführung der Struma bei Rupel in cbm/sec

Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
93,0	92,5	129,5	147,5	181,0	123,0	48,5	28,0	26,5	45,5	66,0	64,0

Die stärkste Wasserführung zeigt sie im Mai auf, wenn im Gebirge die Schneeschmelze eintritt (J. H. SCHULTZE, 1937). Sie hat dadurch also einen ganz anderen Charakter als die Angista, deren Quelle im sommertrockenen Gebiet liegt. Aber wie diese hat sie auch noch ein durchaus jugendliches Flußsystem mit starker Erosionswirkung, so daß sie besonders bei Hochwasser außerordentlich viel Schutt mit sich führt (jährlich 2 500 000 cbm), den sie nach Eintritt in die Ebene beim Rupelpaß allmählich absetzt und mit dem sie oft ihren Lauf verbaute, so daß Flußbettverlagerungen an der Tagesordnung waren; Altwasser und Seen wurden gebildet, von denen der ungefähr 200 qkm große Achinos- oder Tachinossee der größte war, der vor dem Riegel von Neochori liegt, in den sich die Struma — in drei Perioden, wie aus den drei Talstufen hervorgeht — antezedent eingeschnitten hat, um sich dann auf einem breiten Schwemmlandkegel ins Meer hinaus zu ergießen. Wie die periodischen Bäche, die vom Hügelland herabkommen, schuf sich auch der Dauerfluß Struma ein breites, schutterfülltes Bett; denn auch bei ihm erlahmt natürlich mit

Abnahme der Wasserführung im Sommer die Transportkraft, so daß er sein Material liegenlassen muß. Zudem brachten die periodischen Bäche noch massenhaft Schotter und Kies in den Hauptfluß, solange sie vom Hochwasser gefüllt wurden. Die dadurch bedingten Laufverlegungen waren im Strumatal besonders häufig, weil das Winterhochwasser mit frischer Wucht aus dem nur 1/2—1 m tiefen, aber 200—750 m breiten Flußbett jederzeit ausbrechen konnte, um das umgebende Land mit Lehm, Sand und Schotter zu überziehen. Trat dann das Hochwasser wieder zurück, so blieben zahllose kleine Pfützen und Tümpel, die in wenigen Tagen vollständig verschwunden waren, aber meistens doch lang genug stehenblieben, um zahlreiche Mücken auszubrüten.

Nicht immer lagen im Strumatal die Verhältnisse so. Im Altertum wohnten hier die Thraker auf Pfahlbauten, in der Überschwemmungsebene der Struma wuchs ein üppiger Auenwald, der Alexander dem Grossen das Holz zum Bau seiner Flotte am Achinossee bot. In der Türkenzeit lagen die Siedlungen auf dem trockenen und daher wenig malariagefährdeten Hügeln der Terrassen zu beiden Seiten der Schwemmebene und am Fuß der unwegsamen Berge. Auf der Ebene aber wurde von den Türken in intensiver Gartenkultur Baumwolle, Reis und Rhizinus angebaut, wobei große Be- und Entwässerungsarbeiten durchgeführt wurden. Vor 100 Jahren erlebte die Ebene von Serres eine Blütezeit, die durch die große Baumwollausfuhr (schätzungsweise 3480 t jährlich) bedingt wurde. Als aber nach dem Bau des Suezkanals die englische Baumwolle als starke Konkurrentin auftrat und durch nationale Propaganda die Bevölkerung in politische Wirren geriet und die türkischen Bauern durch griechische ersetzt wurden, verfiel die hohe Kultur des Landes, die Versumpfung und Mückenbrutplatzbildung nahm zu und damit auch die Malaria[1]). Die vier Kriege, die von 1912—1923 über das Land hinzogen, vollendeten dieses Werk. 1924 waren hier nur noch „ausgedehnte, traurig-kahle Ebenen". Von vielen Dörfern zeugte nur noch der Name auf der Karte oder höchstens ein Haufen verbrannter Steine. Von dem 118 000 ha Land umfassenden Becken von Serres waren nur 43 700 ha nicht überschwemmtes, dagegen 28 300 ha periodisch-überschwemmtes Land und 46 000 ha Seen, Sümpfe und wassergesättigtes Land, wo zahllose Störche, Fischreiher, Enten und Frösche ihr Wesen trieben und

[1]) Während des Weltkrieges 1916—1918 mußten die Truppen der Strumafront sowohl von den Engländern als auch von den Bulgaren und Deutschen wegen der allzu hohen Malariaerkrankungsziffer im Sommer aus der Ebene herausgezogen und auf die begrenzenden Gebirgsrücken zurückgezogen werden (Doflein, 1921, Wenyon, 1921/22). Die Malaria machte dieses Gebiet für den Aufenthalt des Menschen immer unmöglicher. Die Truppen ahmten damit nur nach, was bei der einheimischen Bevölkerung schon seit Jahrhunderten Brauch war, von der sich während der Mückenflugzeit die Griechen in ihre hochgelegenen Weinberge, die Türken in ihre Yailes (Sommerwohnungen) im Gebirge zurückzogen.

Tausende von Malariamücken ausgebrütet wurden. Verfall des Ackerbaues bedingt ein Ansteigen der Malaria. Diese Regel ergibt sich aus der Betrachtung der Kulturgeschichte der Ebene von Philippi und des Strumatales. Ihre Gültigkeit wurde auch von MISSIROLI (1939) für die Kulturgeschichte der römischen Kompagna festgestellt. Auch noch in anderer Weise kann ein Abholzen des Waldes die Zunahme der Malaria begünstigen. Dadurch werden nämlich den Mücken ihre natürlichen Ruheplätze in Baumhöhlen, an windgeschützten Stellen unter Laub usw. genommen. Einen Ersatz dafür finden sie jetzt in den wenigen Gebäuden, den Ställen und menschlichen Wohnungen. Sie kommen damit mehr in Berührung mit dem Menschen, der ihnen jetzt auch in stärkerem Grad Nahrungsspender ist als vorher, wo sie im Wald an Wild und Vögeln ihren Blutdurst stillen konnten. Damit ist aber auch die Möglichkeit zur Übertragung der Malaria in erhöhtem Maß vorhanden. Zugige Stellen werden von den *Anopheles*-Mücken gemieden. Daher findet man auch in den niedrigen bedachten Schafpferchen, auch wenn sie von Tieren besetzt sind, nur in den am besten windgeschützten Stellen Mücken. Durch Zugluft kann man einen Raum mückenfrei machen. Unter dem Dach des Aborthäuschens unserer Unterkunft an der Struma saßen immer zahllose Mücken. Durch Entfernung zweier kleiner Bretter an zwei gegenüberliegenden Seiten unmittelbar unter dem Dach wurde Durchzug geschaffen und das Häuschen mückenfrei gemacht.

Da kamen infolge des am 30. Januar 1923 in Lausanne getroffenen „Abkommens über den Austausch griechischer und türkischer Bevölkerungsteile" ein Strom griechischer Flüchtlinge aus Kleinasien in das Strumatal, für die Ackerland und Lebensraum geschaffen werden mußte. So wurde 1929 von den amerikanischen Firmen J. Monks & sons und Ulen & Co. ein Plan zur Melorisation des Strumatales ausgearbeitet, nachdem eine furchtbare Malariaepidemie die Flüchtlinge stark dezimiert hatte. 1930 wurde mit den Erdarbeiten begonnen. Der Oberlauf der Struma wurde von der Eisenbahnbrücke südlich der Rupelschwelle in 18 km langen Dämmen eingezwängt, vertieft und zu einem neu angelegten 8,64 qkm großen Stausee, den Kerkinitis, geführt, in dem das Frühjahrshochwasser für die sommerliche Bewässerung der Ebene aufgestaut werden soll. Die Struma wird dann weiterhin zwischen zwei Deichen zum Achinossee geführt, wo das Flußbett auf 5 m Tiefe ausgebaggert und der See mit dem ausgebaggerten Material zugeschüttet wurde. Allein durch die Trockenlegung dieses Sees wurden 115 qkm Ackerland gewonnen. Die trockengelegte Landfläche betrug 1941 insgesamt in der Ebene von Serres 30 000 ha, vor Überschwemmungen geschützt wurden durch die Strumadämme 40 000 ha, bewässert aber wurden aus dem Kerkinitissee, der durch ständige Arbeiten von einer Zuschüttung durch die Struma bewahrt werden muß, 12 000 ha (E. T. Y. E. M., 1941). Während des Krieges haben

1941—1943 die Bulgaren die Arbeiten zur Trockenlegung des Achinossees fortgesetzt (Bataklıev, 1943).

Als ich 1943/44 das Strumatal besuchte, war es immer noch eines der malariagefährdetsten Gebiete Nordgriechenlands, besonders in den Dörfern in der ehemaligen Überschwemmungsebene der Struma, so hatte z. B. Strimonikon noch einen Milzindex von 81 % und die südöstlich davon liegenden Dörfer einen ähnlich hohen, z. B. Livazochori 76 %. Die auf den Hügeln der Terrassen liegenden Siedlungen dagegen waren bedeutend gesünder, so z. B. Nigrita mit dem Milzindex 43 % und Serres nur mit 26 %. Daß das Strumatal trotzdem noch so stark malariagefährdet war, liegt daran, daß die Sanierung bisher nur den Lauf der Struma betroffen hatte, aber nicht ihre Nebenflüsse, in deren Betten sich besonders im Trockensommer große Mückenbrutplätze (meist von *A. superpictus*) bilden. Dazu kommen noch die Materialgewinnungsgruben, die auf der flußabgewandten Seite der Dämme angelegt sind. Aus ihnen wurde das Material zur Aufschüttung der Dämme genommen. In der Regel wurden sie tief gegraben, so daß sie das ganze Jahr mit Grundwasser gefüllt sind. Wo sie steile Wände haben und dicht mit Schilf bewachsen waren, konnte ich keine *Anopheles*-Larven finden, wo aber der Rand eingefallen war, wo sie ein flaches Ufer, mit wenig hoher Vegetation hatten, da fand man auch Laven von *A. maculipennis*. So wurden durch die Sanierung zwar die immer wieder neu entstehenden Mückenbrutplätze im Strombett beseitigt, aber auf einer großen Strecke zu beiden Seiten des Flußbettes neue Möglichkeiten für die Entstehung von Mückenbrutplätzen geschaffen.

2. Vorwiegend durch Aufschüttung der Flüsse gebildete Mückenbrutplätze

Die Brutplätze der Kampania westlich von Saloniki

Ähnliche Verhältnisse wie an der Struma finden wir auch am Wardar und Aliakmon, die ebenfalls auf Bergen mit einem Cfb-Klima entspringen. Das Einzugsgebiet des Wardar reicht sogar schon ins feuchtwinterkalte Df-Klima hinein. Beide Ströme sind daher ständig wasserführend, während der aus dem Csb-Klima kommende Galikos im Trockensommer oft vollständig austrocknet, allerdings unter Hinterlassung großer stehender, von der Sonne stark erwärmter Wasserlachen, herrlicher Mückenbrutplätze. Im Winter und Frühjahr allerdings schwillt auch er zum reißenden Strom an. Die Schuttmassen, die diese Flüsse bei Hochwasser mit sich führen, sind gewaltig, beim Wardar z. B. schätzt man sie auf 2 Millionen t im Jahr. Beim Verlassen des Gebirges lagern sie diese ab, und so wurden bereits große Teile der Meeresbucht von Saloniki zugeschüttet, die früher bis in die Gegend von Jannitsa reichte. Die alte Hauptstadt des Makedonierkönigs Philipp II. Pella lag einmal am Meer. Durch die Schuttmassen

des Wardar und Aliakmon wurde von dem Meerbusen von Saloniki in der Zeit von 100—500 v. Chr. der See Ludias abgeschnürt, der dann von den Flüssen immer mehr zugeschüttet wurde, so daß er einen in seiner Ausdehnung jahreszeitlich stark wechselnden Streifen Sumpfland um sich hatte. Außerdem drohten die Flüsse in wenigen Jahren den Zugang zum Hafen von Saloniki zu verschütten und damit diese Stadt vom Meer abzuschneiden. Fast alljährlich wurden große Gebiete der Aufschwemmungsebene durch die Hochwasser des Wardar (maximale Hochwassermenge an der Mündung 3800 cbm/sec) und des Aliakmon (5200 cbm/sec) unter Wasser gesetzt und damit für eine ständige Besiedelung unbrauchbar gemacht. Die Überschwemmungen lassen aber trotz der dort herrschenden größten sommerlichen Überhitzung von $+3{,}5\,^{\circ}$C positiver Anomalie und des geringen Feuchtigkeitsgehaltes der Luft für die Entwicklung zahlloser Malariamücken lang genug ausdauernde Tümpel zurück, die für die starke Verseuchung dieser Gebiete mit Malaria sorgen. Trotzdem hier das Fieber überall lauert, ist es dicht besiedelt. Die große Fruchtbarkeit des Schwemmlandes lockt!

1927 wurden ausgedehnte Trockenlegungsarbeiten durch die amerikanische Gesellschaft „Foundation Co." begonnen: 1. Der Bau eines Hochwasserschutzwerkes am Wardar mit Herstellung eines neuen Bettes im Flußabschnitt in der Nähe der Mündung, um eine Verlandung des Hafens von Saloniki zu verhindern, 2. der Bau eines Hochwasserschutzwerkes am Aliakmon und 3. die Trockenlegung des Sees von Jannitza und der Sümpfe des unteren Ludias mit einem Entwässerungsnetz von 900 km Länge, 4. die teilweise Trockenlegung der Seen Artzan und Amatovo. Die Baukosten für diese Objekte betrugen 1 546 000 000 Drachmen. Es wurden dadurch bis 1941 35 000 ha Land trockengelegt und 50 000 ha vor Überschwemmung geschützt (E. T. Y. E. M., 1941).

Trotz dieser gewaltigen Arbeiten ist die Malaria noch nicht allzu stark zurückgegangen. Der Milzindex, der in diesen Gebieten vor 1927 wohl in allen Ortschaften 100 % betragen haben dürfte, betrug 1943 immer noch in Adendron 72 %, in Gida 75,8 %, in Nisseli 96,5 %, in Platy 72,5 %, in Jannitza 48—51 % und in Paläopella 58,5 %. Die beiden letzten Orte liegen auf altem Siedlungsland auf der Höhe am Rand des Schwemmlandes. Schuld daran haben auch hier wiederum die Materialgewinnungsgruben und Entwässerungsgräben entlang der großen Flüsse sowie die zahlreichen artesischen Brunnen. Auf letztere wird in einem späteren Abschnitt besonders eingegangen werden.

In den Entwässerungsgräben können sich, wenn ihre Ränder glatt und steil sind, keine Mückenlarven halten, aber zahlreich sind die Gelegenheiten dazu, wo sie Wasser in seichte Buchten austreten lassen, wo sich zwischen Vegetation oder an verschütteten Partien kleine Wasserbecken bilden können. Auch dann entstehen Mückenbrutplätze in den Entwässerungsgräben, wenn diese von dem wenigen Sommer-

wasser nicht vollständig ausgefüllt werden können, so daß es sich in dem Kanalbett als Mäander hindurchschlängelt. So war z. B. der 14 km lange und 40 m breite Wardarowassikanal ein einziger Mückenbrutplatz. Durch den Bau einer Sommerrinne in der Kanalsohle konnte er zum größten Teil beseitigt werden.

Die Materialgewinnungsgruben sind meistens trocken, mit dichter Vegetation bestanden und dienen als Weideplätze für das Vieh, aber doch tritt an vielen Stellen Grundwasser zutage und bildet kleine Mückenbrutplätze. Von diesen Materialgewinnungsgruben, die 80 bis 100 m breit, 30—50 m lang und 0,30—1,10 m tief sind, kann man drei verschiedene Formen unterscheiden:

1. Tiefe Bodenentnahmen, die angefüllt sind mit Wasser und wasserliebenden Pflanzen wie *Phragmites, Typha* u. a.,
2. bis $^1/_2$ m tiefe Bodenentnahmen mit unregelmäßigem Grund, von denen nur die tiefsten Stellen bis Ende Juli mit Wasser gefüllt sind und Mückenbrutplätze bilden, während auf den höheren Stellen Weiden wachsen, und
3. seichte Bodenentnahmen, in denen sich kein Wasser hält, sondern die von Strauchwerk dicht überwuchert sind.

In diesen Materialgewinnungsgruben muß man oft lange suchen, bis man Mückenlarven findet, aber bei ihrer gewaltigen Ausdehnung genügen sie doch, um so viele Mücken auszubrüten, damit die umliegenden Dörfer mit zahlreichen Mücken verseucht werden. Aus diesem Grund mußten diese weiten Strecken mit Gift gegen die Mückenlarven bearbeitet werden, und zwar haben sich dabei die von der Firma Gebrüder Borchers A.-G., Goslar (Harz), zur Verfügung gestellten Motorverstäuber (Abb. 5), mit denen ein Gemisch von

Abb. 5. Motorverstäuber bei der Arbeit

Kalziumarsenit und Straßenstaub im Verhältnis 1 : 50 auf die *Anopheles*-Brutplätze gestäubt wurde, gut bewährt. Den Beweis erbrachte der Vergleich eines solchen Kanalstückes an der Wardarstraßenbrücke, das nicht bearbeitet wurde, mit einem vollkommen ähnlichen Kanalstück an der Aliakmoneisenbahnbrücke, das bereits drei Jahre hintereinander mit Motorverstäuber bearbeitet worden war. Andere Mückenbrutplätze waren in der genau untersuchten Gegend nicht vorhanden. Die Untersuchungsergebnisse waren folgende:

1. An der Aliakmonbrücke: In dem etwa 6 km langen Kanal von Mega Alambaron bis Tzinaforon und einem 2 km langen Kanalsystem, das ihm aus der Umgebung Wasser zuführt, fanden sich unmittelbar vor der alle 10 Tage sich wiederholenden Bestäubung an einigen wenigen Stellen wenige Larven von *A. maculipennis* im I. und II. Stadium. In den Ställen und Häusern der Dörfer konnten nur vereinzelt Malariamücken festgestellt werden. Keine Malariaerkrankungen waren bei der Brückenwache zu verzeichnen.
2. An der Wardarstraßenbrücke: In den Entwässerungsgräben an wenigen Stellen *Anopheles*-Larven in allen Stadien und Puppen. In den Häusern und Ställen der nächsten Dörfer zahlreiche Mücken. Die Brückenwache hatte mehrere Malariaerkrankungen.

Hier haben also die Trockenlegungsarbeiten den Vorteil gebracht, daß die Mückenbrutplätze, die früher über eine viele Quadratkilometer weite Fläche verteilt waren, jetzt auf einen nur 80—100 m breiten Streifen entlang der Flüsse beschränkt und so leicht durch Bestäuben mit Gift zu beherrschen sind. Die Materialgewinnungsgruben können durch Anpflanzen von Weiden, kanadischen Pappeln, Pyramidenpappeln und auf schwach salzhaltigem Boden auch durch Ulmen und Robinien ausgetrocknet werden.

Eine ähnliche sumpfige Aufschwemmungslandschaft wie die Kampania von Saloniki hat der Spercheios ebenfalls erst in historischer Zeit gebildet; denn in der berühmten Schlacht bei den Thermopylen (480 v. Chr.) versuchten 300 Spartaner unter ihrem König LEONIDAS an der Paßenge zwischen dem Gebirge und dem Meer den Vormarsch der Perser aufzuhalten, bis sie sich bis zum letzten Mann aufgeopfert hatten. Heute aber hat sich die Strandlinie durch die Aufschüttungen des Spercheios viele Kilometer weiter meerwärts vorgeschoben. Wo früher ein gesundes Klima herrschte, haben sich jetzt endlose Sümpfe gebildet, die Brutplätze von *A. maculipennis, sacharovi* und des als Malariaüberträger unwichtigen *A. algeriensis* Theobald.

3. Vorwiegend durch Anschwemmung des Meeres gebildete Mückenbrutplätze

Nicht nur durch die Aufschüttungen der Flüsse, sondern auch durch die Anschwemmungen des Meeres entstehen Mückenbrutplätze. Es gibt zwei Formen von Küstentypen: 1. solche, gegen die das Meer vordringt (Abrasions- und Senkungsküsten) und 2. solche, an denen das Meer ablagert (Anwachsküsten). Eine zu dem zweiten genetischen

Typus gehörende Küste finden wir z. B. nördlich von Platamon. Das Meer wirft hier ständig neuen Sand und dazu allerlei Meerestiere an den Strand. Vom Olymp herab aber kommen zahlreiche Bäche. Sobald sie das Gebirge verlassen haben, büßen sie ihr Gefälle ein und fließen träge dahin. Sie können nur dann, wenn sie mit Hochwasser gefüllt sind, das eine furchtbare Gewalt hat, ins Meer gelangen, während sonst ihre Mündung immer wieder vom Meer zugespült wird, ja oft baut das Meer einen hohen Wall vor ihr auf. Die Folge davon ist, daß sich das Wasser des Baches staut und einen Tümpel bildet, der noch lange Zeit Wasser hat, wenn im Trockensommer der Bach selbst schon ausgetrocknet ist. Bisweilen gelangt auch eine Springflut vom Meer her hinein und gibt ihm einen schwachen Salzgehalt. In diesen Strandseen brütet mit Vorliebe *A. sacharovi*, der in Griechenland von PANDAZIS, wie bereits erwähnt wurde, in einem Salzgehalt von 3,13 % gefunden wurde. Diese Stelle war bei Aliki und Aeginion, einige Kilometer weiter nördlich als der obengenannte Küstenstreifen von Platamon. Kommt kein frisches Bachwasser zu diesen Strandseen dazu, so verdunsten sie im Lauf des Sommers und salzen aus. Mit dem zunehmenden Salzgehalt verschwinden auch die *Anopheles*-Larven. An dem Salzgehalt liegt es, daß in solchen Gebieten die Malariamücken und damit auch die Malarianeuerkrankungen früher im Sommer weniger werden oder ganz verschwinden, als in Gebieten, in denen die Tümpel bis zur vollständigen Verdunstung von Larven bewohnt werden können. Zuletzt zeugt nur noch der von einer weißen Kruste überzogene Boden von der früheren Anwesenheit eines solches Strandsees, wie ich dies z. B. auf der Kassandrahalbinsel der Chalkidike beobachtet habe. Diese fast an der ganzen Küste Nordgriechenlands vorkommenden Strandseen spielen als Verbreiter der Malaria deshalb eine sehr wichtige Rolle, weil sie vorwiegend für *A. sacharovi* Brutplätze bilden, der, wie bereits oben dargelegt wurde, der Hauptmalariaüberträger in Griechenland ist.

Die Beseitigung dieser Strandseen ist sehr mühevoll. Alle 10 Tage muß versucht werden, zwischen ihnen und dem Meer eine Verbindung herzustellen, damit sie ins Meer auslaufen können, oder damit das Meer in sie eindringen und sie aussalzen kann. Wo dies in der Zeit, in der der Bergbach noch nicht ausgetrocknet ist, tatsächlich gewissenhaft durchgeführt wird, bleibt der Erfolg nicht aus, wie dies z. B. an der Südwestküste der Chalkidike der Fall war.

4. Die Bedeutung des Grundwassers für die Bildung von Mückenbrutplätzen

a) Waller und Therme des Beckens von Langada als Ursache für Mückenbrutplätze

Tektonisch bedingt sind die Mückenbrutplätze im Langadagraben, der von dem Langada- und Wolwisee erfüllt ist. Hier können wir besonders gut die Bedeutung des Grundwassers für die Bildung von

Mückenbrutplätzen studieren, weil hier die verschiedensten Typen auf engem Raum nahe beieinander liegen. HÄUSLER (1942) hat die geologischen Verhältnisse dargestellt. Der Graben von Langada, der zur Wardazone gehört (siehe oben!), wird im Norden von Gneisen, im Süden und Nordosten von Phylliten begrenzt, zu denen sich im Nordosten noch Kalke gesellen, an die sich vielfach von starken Längsbrüchen durchzogene tertiäre Schichten anschließen. Die Sohle des Beckens füllen alluviale Schotter aus, in denen die beiden Seen eingebettet sind. Zwei Grundwasserspiegel sind hier zu unterscheiden. Der obere liegt in den alluvialen Schottern. Dann folgt eine wasserundurchlässige Schicht, die über den tertiären Lockergesteinen des Grabens lagert, in denen sich das Wasser sammelt, das bei den Niederschlägen auf die metamorphen Randgesteine fällt, dort in diesen Untergrund eindringt und unter Druck gerät. Hier ist es in der wasserführenden Schicht durch die darüberliegende wasserundurchlässige Schicht vor Verdunstung geschützt. Es ist zum artesischen Grundwasser geworden. Wird nun die oben abschließende Schicht durch eine tektonische Störung oder künstlich durch Anbohren unterbrochen, so treibt der hydrostatische Druck das artesische Grundwasser als Springquelle in die Höhe. Doch erreicht diese infolge des Verlustes durch Reibung und des Luftwiderstandes nicht die theoretisch aus der Höhendifferenz zwischen dem Nährgebiet und dem Grundwasserniveau an der Durchbruchstelle errechnete Steighöhe (Abb. 6). Durch die tektonischen Störungen der tertiären Schichten gibt es im Gebiet von Langada einige solche artesische Quellen oder Waller, durch die der Boden stellenweise versumpft wird und dadurch für Mückenbrutplätze geeignet. Daneben gibt es auch noch eine Anzahl künstlicher artesischer Brunnen, die überall in Griechenland verbreitet sind, und über deren Bedeutung für die Bildung von Malariamückenbrutplätzen in einem besonderen Kapitel gesprochen werden muß.

Eine Besonderheit des Beckens von Langada bildet noch die stark Na_2SO_4-haltige Therme, über der das Badehaus von Langada errichtet

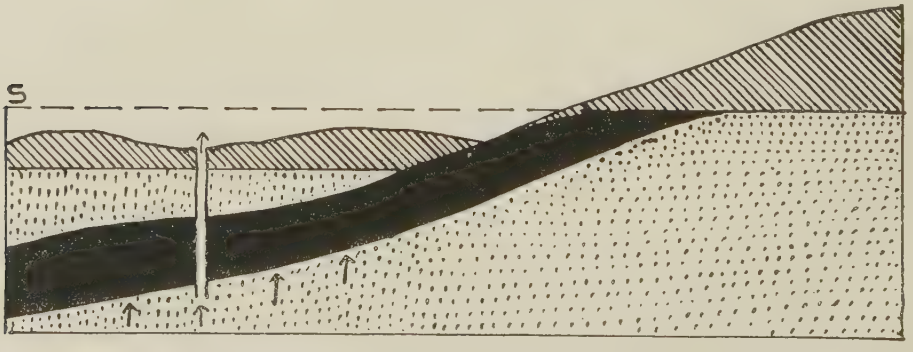

Abb. 6. Schema eines artesischen Brunnens. Punktiert: wasserführende Schicht, schwarz: wasserundurchlässige Schicht. S = theoretische Steighöhe

ist. Sie kommt in einer tektonischen Störung aus großer Tiefe empor, weshalb sie stark erwärmt ist. Die Hauptquelle hatte z. B. nach einer Messung von Häusler (1942) am 9. Mai 1942 eine Temperatur von 39 ° C. Beim Emporsteigen vermischt sie sich auch mit dem artesischen Wasser und dem oberen Grundwasser, so daß die in ihrer Nähe auftretenden Quellen ebenfalls erwärmt sind. So zeigten diese an demselben Tag Temperaturen von 29,5 °, 35,5 °, 34,5 ° und 33,9 °, während das Bachwasser aus der Furt bei Kolchikon nur 21,2 ° hatte. Auf diese Weise entstehen Tümpel mit wärmerem Wasser, in denen die *Anopheles*-Larven eine längere Zeit die optimalen Lebensbedingungen vorfinden und in denen ebenfalls wieder *A. sacharovi* mit Vorliebe brütet.

Im Westen des Langadasees befindet sich endlich noch ein großer Sumpf, der auf einen zu hohen Grundwasserstand zurückzuführen ist. Der nur 8—9 m tiefe Langadasee wird durch eine Schwelle von dem tiefer liegenden Wolwisee getrennt, dessen größte Tiefe 22,3 m beträgt. Durch Ableiten des Langadasees in den Wolwisee und durch Vergrößerung dessen Abflusses, der Rendina, kann der Spiegel des Langadasees und damit auch der ganze Grundwasserspiegel des anschließenden Gebietes gesenkt und dadurch das letztere ausgetrocknet werden.

b) Periodische Pegelschwankungen des Ostrovosees als Ursache für Mückenbrutplätze

In diesem Zusammenhang sei noch auf das Malariagebiet am Nordostufer des Sees von Arnissa oder des Ostrovosees hingewiesen, des „Auges der Landschaft", der in einer oberirdisch abflußlosen Beckenlandschaft von etwa 600 m über dem Meere liegt. Seine Ufer fallen fast an allen Seiten steil zu ihm ab und sind unbewohnt. Das Nordostufer allein ist flach und auf ihm liegt Arnissa. Der See bietet einen merkwürdigen Anblick, wenn man mit der Eisenbahn von Saloniki kommt. Wenn die Eisenbahn das Gebirge verläßt, öffnet sich die Landschaft links zum See; rechts liegen die Häuser der Ansiedlung. Die Bahnlinie führt dicht am See entlang. Die wenigen Häuser, die links von ihr noch stehen, ragen alle aus dem Wasser heraus. Rings vom Wasser umflossen steht eine Hausruine (Abb. 7) und weit draußen im See ragt aus dem Wasser das Minarett einer verfallenen Moschee. Man hat den Eindruck, als ob hier Hochwasser herrscht. Doch die Zerstörung der im Wasser stehenden Häuser läßt eher auf einen schon längere Zeit andauernden Zustand schließen. Diese Annahme wird bestätigt, wenn sich der Zug nach dem Passieren der Station wieder in Bewegung setzt. Die Eisenbahnlinie führt durch sumpfige Gebiete, die Brutplätze für die Anophelen, die in einem an und für sich wenig malariagefährdeten Gebiet das plötzliche Ansteigen der Malariaerkrankungen in Arnissa verursachen, und dann biegt sie vom See ab und klettert auf einem mühsam in den Fels gesprengten Bahndamm

hoch, während parallel dazu, aber viel tiefer gelegen, der frühere Bahnkörper verläuft, heute vollständig vom See überflutet, so daß nur noch die Telegraphenstangen herausragen. Seit 1896 wird der Pegel des Sees regelmäßig aufgezeichnet. Er zeigt starke, wahrscheinlich periodische Schwankungen, die L. SCHULTZE (1927) graphisch darstellt, für die aber meines Wissens bis jetzt noch keine stichhaltige Erklärung gefunden wurde. Sie sind die Ursache für die Entstehung dieser Mückenbrutplätze, die sich auch während des ganzen Sommers halten, während die sonst an Seeufern gelegenen Brutplätze, wie z. B. am benachbarten Petronsee oder am Kastoriasee, gewöhnlich mit fortschreitender Zunahme der Sommerhitze austrocknen.

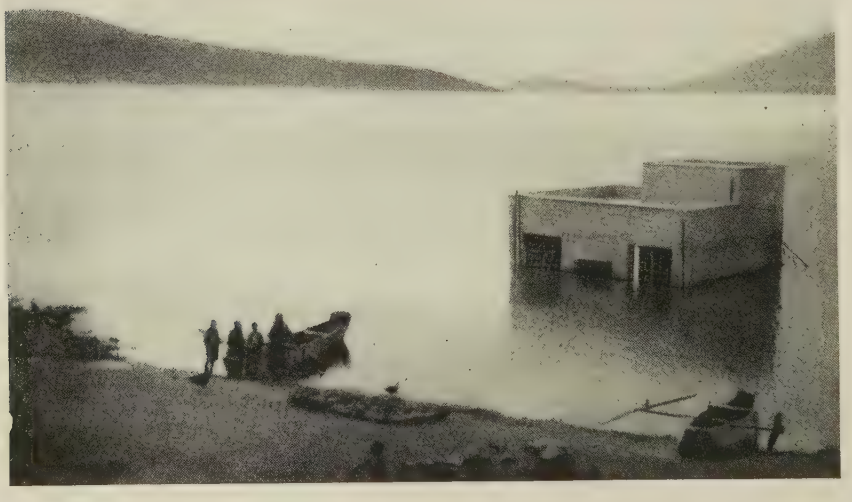

Abb. 7. Der Ostrovosee bei Arnissa

c) Artesische Brunnen als Ursache für Mückenbrutplätze

Die zahlreichen großen Becken und Ebenen Makedoniens sind alle mit dem Aufschüttungsmaterial der Flüsse überdeckt. Diese führen nun nicht nur Schotter und Kies, sondern auch große Mengen kolloidaler Tone mit sich, die durch die Zersetzung der oft stark feldspathaltigen Gesteine ihrer Quellgebiete entstanden sind. Diese bilden, wenn sie sich absetzen, eine wasserundurchlässige Schicht, auf der die typisch überhöhten Flußbetten liegen und auf der sich Flußdeltas und Sümpfe bilden. Außerdem sind diese wasserundurchlässigen Tonschichten aber auch die Vorbedingung für die Bildung von artesischem Grundwasser, wie dies bereits oben erklärt wurde. Da dieses Wasser bedeutend reiner und frischer ist, als das obere Grundwasser jemals sein kann, so wird es vom Menschen in dem trockenheißen Klima sehnsüchtig begehrt. Überall werden daher durch Durchbohren der wasser-

undurchlässigen Schicht die das artesische Wasser führende Schicht angezapft. Wie oben durch die tektonische Störung, so dringt hier das Wasser, vom hydrostatischen Druck getrieben, durch den Bohrkanal nach oben, der mit eisernen Röhren ausgekleidet wird, und tritt als kräftiger, frischer und keimfreier Wasserstrahl an die Oberfläche als ein Labsal für Mensch und Tier (Abb. 8 u. 9). Ohne diese artesischen Brunnen ist das Leben auf der makedonischen Ebene im Trockensommer gar nicht denkbar. Jeder Bauer will das lebenspendende Naß so nahe als möglich an seinem Haus haben, braucht er es doch nicht nur zum Trinken, Waschen und Tränken des Viehs, sondern auch zum Bewässern seines Gartens. Daher gehört zu jedem größeren Bauernhaus ein artesischer Brunnen. So kann man z. B. in Gida 75, in Platy 32, in Jannitza 11, in Episkopi 69 und in Epanomi über 100 artesische Brunnen zählen. Diese sind gewiß ein Segen für das ganze Land, aber leider werden sie durch die Gleichgültigkeit und Fahrlässigkeit der Bevölkerung zur Ursache für die Bildung vieler ausgedehnter Mückenbrutplätze und damit einer starken Malaria. Man läßt nämlich diese Brunnen Tag und Nacht laufen, ohne sich um den Abfluß zu kümmern. Meistens läuft das Wasser aus einer eisernen Röhre zuerst in einen Steintrog oder ausgehöhlten Baumstamm, der als Viehtränke dient. Von da wird es in anderen Röhren in den Garten weitergeleitet, um diesen zu bewässern. Das Wasser „läuft reichlich genug, um mit seinen Überschüssen sich in einen Pfuhl zu sammeln, der als Brutstätte der *Anopheles* die Hygiene des Schlafes

Abb. 8. Mückenbrutplatzbildung durch artesischen Brunnen. Kleiner verschlußloser Brunnen, dessen Wasser sich regellos im Gelände verteilt und Sümpfe bildet

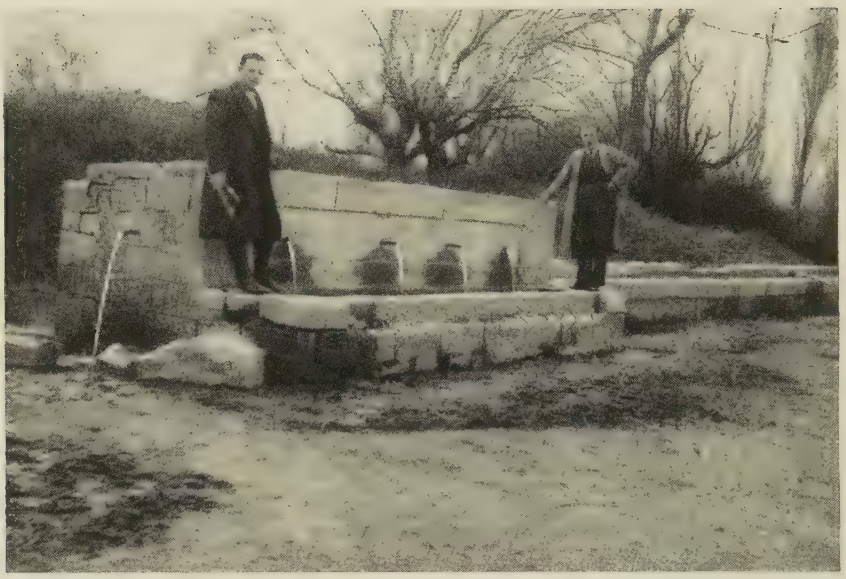

Abb. 9. Mückenbrutplatzbildung durch artesischen Brunnen. Großer als Viehtränke gefaßter artesischer Brunnen ohne Verschluß. Sein seitlicher Abfluß bildet Brutplätze, besonders in den Tritten der Tiere (auf dem Bild vorne links und unmittelbar vor dem Trog)

auf der offenen Plattform der Halle, (dem *Κοιβάτι*, wo er im Sommer der großen Hitze wegen stattfindet,) nicht fördert. Versumpfte Stellen, Pfützen und weite Tümpel zeigen allenthalben im Dorf, daß man die Gefahr nicht kennt. Kein Wunder, daß hier die Malaria zu Hause ist" (L. SCHULTZE [1927]). Diese Schilderung von Gida trifft für fast alle Dörfer der nordgriechischen Ebenen zu. Auch auf den weiten brachliegenden Viehweiden finden sich, meistens in der Nähe des Dorfes, artesische Brunnen als Viehtränken. Das überfließende Wasser sammelt sich auf dem wasserundurchlässigen Boden, in dem es nicht versickern kann, und bildet Pfützen, die auch von der Sonne niemals ausgetrocknet werden können, da ihr Zufluß ohne Unterbrechung weiterläuft. Das Vieh hinterläßt tiefe Eindrücke seiner Hufe in dem schlammigen Boden, die sich sofort mit Wasser füllen und bald voller kleiner *Anopheles*-Larven wimmeln. Die Hirten sehen diese stehende Tümpel gern und lassen sie nicht entfernen, weil sich in ihnen die schwarzen Wasserbüffel behaglich suhlen.

Um die durch die artesischen Brunnen erzeugten Mückenbrutplätze zu beseitigen, müssen in erster Linie die Brunnen verschlossen werden. Hähne haben sich nicht bewährt, da sie von der Bevölkerung nach Gebrauch nicht wieder geschlossen werden. So ersetzte man sie mit selbsttätigen Verschlüssen, bei denen nur dann das Wasser fließt, wenn ein mit einem Gewicht beschwerter Hebel hochgehoben wird (Abb. 10). Aber auch diese Verschlüsse hatten wenig Wert, weil die Bevölkerung sehr oft Steine oder Holz unter den Hebel klemmte, so

daß trotz des Verschlusses das Wasser ununterbrochen floß. Außer Bequemlichkeit hat an dem Widerstreben gegen die Brunnenverschlüsse auch der Aberglauben Schuld, daß verschlossene Brunnen versiegen würden. Wie aber HÄUSLER (1942) bewiesen hat, ist dieser Aberglaube vollkommen unberechtigt, sondern gerade das Gegenteil ist der Fall: „Bei einem Versiegen des artesischen Brunnens ist die Ursache zum Teil in der Erschöpfung des artesischen Grundwassers durch sinnloses Ausströmen zu suchen. Nur durch Abdrosselungsmaßnahmen im gesamten Bereich der artesischen Brunnen kann dann Abhilfe geschaffen werden." Auch das Versanden artesischer Brunnen erfolgt unabhängig von einer Absperrung, wenn eben eine ungünstige Schicht (Schwimmsande) angebohrt wird. Infolge einer zunehmenden Verstopfung des Brunnens mit Sand kann die Wasserförderung sehr stark herabgesetzt werden. Diesem Übelstand kann zeitweilig durch Ausspülen von oben her abgeholfen werden, vor allem aber durch sorgfältiges Verrohren solcher Schichten und durch Einsetzen des Filters ausschließlich in grobsandige und kiesige Lagen von vornherein unterbunden werden. Bei sehr unvollständiger Verrohrung in der Tiefe der Bohrung, wo wasserdurchlässige Schichten mit freiem Grundwasserspiegel oder ohne Grundwasser an den Rohrlücken anstehen, können unter Umständen erhebliche Wassermengen seitlich versickern und zur Druckentlastung führen. Von solchen Stellen aus kann auch Sand in die Rohrlücken eindringen.

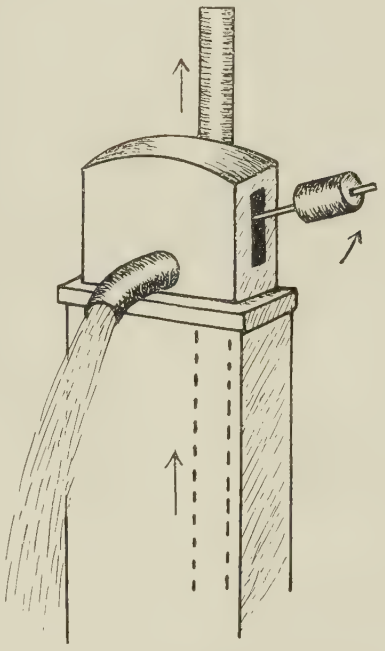

Abb. 10. Selbsttätiger Verschluß eines artesischen Brunnens. Der mit einem Gewicht beschwerte Hebel ist gehoben, das Wasser fließt aus. Das Rohr oberhalb des Kastens muß den Überdruck beim Schließen des Verschlusses abfangen. (Nach MÖLLHAUSEN)

Zum Abschließen der artesischen Brunnen muß ein gutes Abflußsystem hinzukommen. Das Anlegen eines Sickerschachtes ist meistens wegen der wasserundurchlässigen Bodenschicht nicht erfolgreich. Gute Abflußgräben führen gewöhnlich besser zum Ziel. So wurde z. B. Epanomi, das sehr stark unter Malaria zu leiden hatte, erfolgreich saniert. Die Lage war hier nach MÖLLHAUSEN (1943) folgende: Eine flache Landzunge (Abb. 11) war versumpft und bildete einen einzigen Mückenbrutplatz. Der Sumpf wurde in erster Linie von den Abflüssen zahlreicher artesischer Brunnen in der höher gelegenen Ortschaft gespeist, außerdem auch noch von einigen Regenbächen. Durch zwei Randfanggräben (2) wurden sowohl die Abflußwasser der artesischen

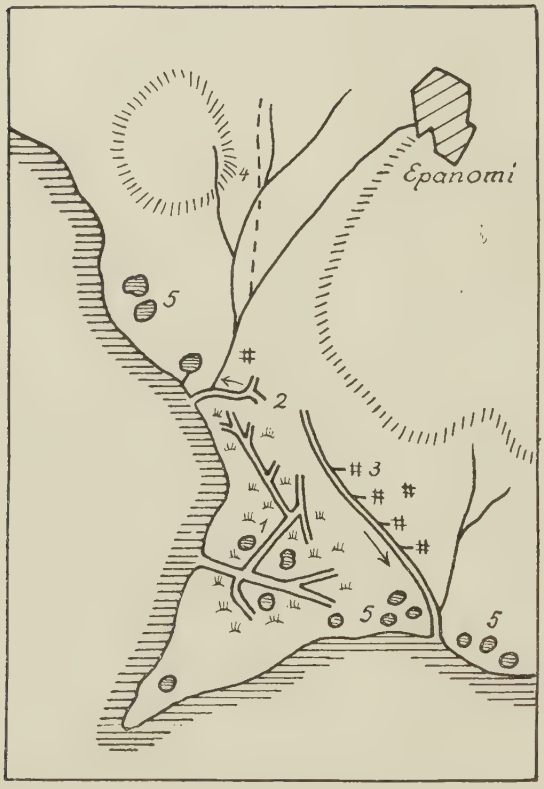

Abb. 11. Sanierung des Sumpfes bei Epanomi. Erklärung im Text. (Nach MÖLLHAUSEN)

Brunnen (3) als auch die Wasser der Regenbäche vor dem Sumpf abgefangen und direkt ins Meer geleitet. Die innere Sumpffläche, die zum Teil unter dem Meeresspiegel liegt und durch den Randfanggraben von Süßwasserzufuhr abgeschnitten wurde, wurde durch offene Gräben (1) mit dem Meer verbunden und ausgesalzt. Einzelne Tümpel am Strand (5) wurden zugeschüttet, alle artesischen Brunnen außerdem mit einem Verschluß versehen und für einen guten Abfluß gesorgt, zum Teil auch durch unterirdische Rohrleitungen (4). Bei diesem Projekt wurden 60 km Gräben ausgebaggert und 22 000 cbm Erde bewegt. Die Neuerkrankungen der dort stationierten deutschen Soldaten sank nach der Sanierung von 61 % im Jahr 1941 auf 1,8 % im Jahr 1942 und 0,7 % im Jahr 1943.

5. Reisfelder als Ursache für die Mückenbrutplatzbildung

Die Kultur des Reises, der ja bekanntlich eine Sumpfpflanze ist, verlangt die Überflutung des Kulturbodens mit Wasser. So bilden die Reisfelder, besonders dann, wenn die Pflanzen noch klein sind, einen einzigen Mückenbrutplatz. In den Ebenen Makedoniens trieben die Türken eifrig den Reisbau. Doch mußte er immer mehr mit Rücksicht auf die große Malariagefahr aufgegeben werden. Ich lernte nur noch an einer einzigen Stelle in Makedonien Reisfelder kennen, und zwar in Kalindria. Man versuchte dort das Übel der Mückenentwicklung dadurch zu verhindern, daß man das Wasser von Zeit zu Zeit wieder ableitete, so daß die Brutplätze für kurze Zeit trockengelegt wurden, damit die Larven zugrunde gehen sollten. Inwieweit dies wirklich der Fall ist, läßt sich sehr schwer nachprüfen. Ist es doch denkbar, daß mit dem abgeleiteten Wasser auch die Larven fortgeführt werden und an einer anderen Stelle doch noch ihre Entwicklung vollenden können.

Im August 1942 waren nach Angabe des griechischen Malariaarztes Dr. Mandekos in dem Pferdestall des benachbarten Mustergutes Kalindria massenhaft Imagines von *A. maculipennis* vorhanden, bei meinem ersten Besuch am 8. Juli 1943 war der Stall fast mückenfrei. Demnach scheint sich doch das im Vorjahre angeordnete regelmäßige Ablassen des Wassers aus den Reisfeldern gut bewährt zu haben. Alle 7 Tage wurden die Felder entwässert, am 2. Tag der Trockenlegung wurden die übriggebliebenen Pfützen von dem Malariaaufseher mit Gift bespritzt. Am 4. Tag wurde das Wasser wieder einströmen lassen. Am Tag der Besichtigung wurde das Wasser eben abgelassen, so daß es noch vorher auf Larvenvorkommen untersucht werden konnte. Es enthielt nur Larven vom I. und II. Stadium. Bei einem zweiten Besuch der Reisfelder am 9. August 1943 fand ich zu einer Zeit, wo im allgemeinen in Makedonien die *A. maculipennis*-Larven bereits selten sind, eine ganze Anzahl von ihnen auf den Feldern, hauptsächlich allerdings junge Stadien, dazwischen aber auch einige erwachsene, daneben noch zahlreiche erwachsene *Culiciden*-Larven, die rascher als die *Anopheles*-Larven heranwachsen. In der Nähe der Felder fanden sich auch noch Tümpel und Sümpfe, die von den Abflüssen der Felder gespeist wurden und einen Tummelplatz für Frösche und Störche abgaben.

Die Einwohner der benachbarten Dörfer Chersos, Kalindria und Elefterochori fürchteten die Reisfelder als Malariabrutstätten ganz außerordentlich, wie aus dem folgenden Ausschnitt aus einem Bittgesuch hervorgeht: „Dort schafft der Reisbau günstige Bedingungen für die Mücken und dort nehmen ungeheuere Mengen von Mücken ihren Ausgang, um die Gesundheit unserer umliegenden Dörfer zu untergraben. Voriges Jahr wurden dort 100 Stremma mit Reis bebaut und unser ganzes Gebiet von der Malaria furchtbar heimgesucht. Nun haben wir erfahren, daß die zu bebauende Fläche 300 Stremma überschreiten und mit Wasser überschwemmt werden soll, und infolgedessen wird sich die Malaria entsprechend verbreiten. Ist es jedoch gerecht, ist es christlich, ist es menschlich, daß wegen des finanziellen Vorteils eines Menschen ein ganzes Gebiet in seiner Gesundheit bedroht wird? Der Malariabekämpfungsdienst zeigt durch seine Beamten menschliche Bemühungen, unter den heutigen Lebensbedingungen das Übel der Malaria einzudämmen. Wieviel leichter wäre dies doch durch die Vernichtung der Mückenherde, die durch den Reisanbau geschaffen werden. Vielleicht behauptet Herr Chr., daß für die Dränage der mit Reis bebauten Felder gesorgt wird, die hiesigen Beamten des Malariabekämpfungsdienstes werden dies beurteilen können, wir wissen nur, daß jedesmal, wenn Reis auf dem betreffenden Gut angebaut wird, die Malaria sich unheilbringend über unser Gebiet ausbreitet...."

6. Weitere anthropogene Mückenbrutplätze

Weitere Mückenbrutplätze, die durch den Menschen geschaffen werden, sind Zisternen und Wassersammelbecken in Gärten, aus denen das Wasser zum Begießen genommen oder zur Bewässerung in Kanäle abgeleitet wird. Solche Zisternen müssen zugedeckt werden, damit sich keine Mücken in ihnen entwickeln, auch können sie leicht durch Einsetzen von Gambusien mückenfrei gehalten werden. Dasselbe gilt von allen offenen Brunnen, sonst können sie eine leicht übersehene

Mückenbrutstätte abgeben, vor allem wenn sie nicht mehr oder nur selten benutzt werden. Bei Epanomi z. B. wurden in einer Fischerhütte am Strand ständig große Mengen *A. maculipennis* gefunden. Zuerst machte man große Strandseen dafür verantwortlich. Doch eine genaue Untersuchung von ihnen schloß sie aus, da sie einen so hohen Grad von Salzgehalt zeigten, daß sich kein Lebewesen in ihnen halten konnte. Andere Wasserstellen waren nicht in der Nähe, bis zuletzt in nächster Nähe des Hauses ein nicht mehr gebrauchter Ziehbrunnen gefunden wurde, der voller Larven war. Die in den Gärten oft aufgestellten, von einem Pferd betriebenen Bewässerungsschöpfwerke sind, wenn sie ordnungsgemäß gebaut sind, ungefährlich, da das Wasser in dem Boden, auf das es rieselt, sofort versickert. Sind aber die Leitungsrohre undicht, so können auch sie Mückenbrutplätze bilden. Dasselbe gilt für die Rohre der Wasserleitungen. Hier kommt es oft vor, daß unterirdische Rohre undicht werden. Das austretende Wasser dringt, von dem Druck der Leitung getrieben, durch die Erde nach oben und bildet dort kleine Sümpfe und Mückenbrutplätze. Oft geben auch Mühlengräben dazu Anlaß. Um dem Wasser das nötige Gefälle zum Treiben der Mühle zu geben, werden Mühlgräben kilometerweit vom Fluß abgezweigt und mit geringerem Gefälle als dieser auf einem künstlichen Damm bis zur Mühle geleitet. Dieser Damm muß ständig kontrolliert werden, denn sehr oft wird er undicht durch Verletzungen oder durch die Wühlarbeit von Mäusen und Maulwürfen, und dann fließt Wasser aus ihm aus, meistens unter Bildung eines Tümpels und Mückenbrutplatzes. Der Boden der makedonischen Ebenen besteht vielfach aus Tonen und Lehmen, die in der Luft getrocknet zum Bau der Bauernhäuser und Backöfen Verwendung finden. Meistens werden sie in der nächsten Nähe des zu bauenden Hauses dem Boden entnommen, so daß eine Grube zurückbleibt, die oft bis in den Grundwasserspiegel herabreicht, sich mit Wasser füllt und so in nächster Nähe der Wohnung einen Mückenbrutplatz bildet. Diese Baugruben müssen mit Schutt so weit aufgefüllt werden, daß der Grundwasserspiegel nicht frei liegt.

7. Die Brutplätze von *Anopheles superpictus*

Die Brutplätze von *A. maculipennis* und *sacharovi* können zum Teil leicht vollständig beseitigt, zum Teil durch Bearbeiten mit Gift weitgehend larvenfrei gehalten werden. Dies gelingt nicht so einfach bei *A. superpictus*, wie zahlreiche Versuche gezeigt haben. Die Schwierigkeiten liegen vor allem daran, daß die Wasseroberfläche der *A. superpictus*-Brutplätze wegen der Strömung nicht gleichmäßig mit Gift belegt werden kann. Daher sind in Anpassung an die verschiedenen Brutplatztypen besondere Maßnahmen zu treffen. Folgende *Superpictus*-Brutplatztypen können unterschieden werden:

a) Bergbäche im Gebirge

Das Wasser fließt ziemlich rasch über felsigen Untergrund oder Geröll. Brutplätze finden sich hier in allen beckenartigen Vertiefungen, in denen das Wasser stehenbleibt, so besonders in Ausbuchtungen am Rand der Strömung, in Felsspalten und -höhlen. Bei den Bekämpfungsarbeiten ist besonders zu beachten, daß auch die Wasseroberfläche unter überhängenden Steinen vollständig mit dem Larvenbekämpfungsmittel überzogen wird. Enge, mit Wasser gefüllte Steinspalten müssen, wenn das Bekämpfungsmittel nur schwer hineingebracht werden kann, nach Möglichkeit erweitert werden. Aus Buchten, an deren Rand sich *Superpictus*-Larven halten können, wird das Bekämpfungsmittel durch die Strömung vielfach abgesogen, so daß es nicht wirken kann. Durch provisorische Dämme aus Geröll oder Steinen kann die Strömung für einige Zeit ausgeschaltet werden. Seitliche, vom fließenden Wasser oft vollkommen isolierte Lachen und Pfützen mit oder ohne Algenwatte enthalten in der Regel viele Larven und dürfen nicht übersehen werden.

Doflein (1921, S. 440) hat auf Grund seiner Beobachtung, daß nach starken Regengüssen die Tümpel der Schluchtbäche von dem angeschwollenem Wasser glatt von Mückenlarven ausgespült werden, empfohlen, in Nachahmung des natürlichen Vorganges von Zeit zu Zeit eine künstliche gründliche Durchspülung des Bachbettes durchzuführen, indem der Bach weit oben durch Aufrichten einer Sperrmauer aus dem vorhandenen Geröll eine Zeitlang gestaut und dann plötzlich zum Abfluß gebracht wird. Auch ein Auskehren der *Superpictus*-Brutplätze mit Reisigbesen wird empfohlen, wodurch die Larven auf das trockene Land geworfen werden sollen. Doch ist dies nur bei sehr kleinen Brutplätzen mit der nötigen Gründlichkeit durchführbar.

b) Trockenbäche und -flüsse während des Trockensommers

Nach dem Verlassen des Gebirges fließt das Wasser im Trockensommer nur als ein seichtes Band langsam über Geröll und Sand, oft vollständig in seinem eigenen Schutt versiegend. Außerhalb des fließenden Laufes dringt es vielfach zwischen die Steine ein und bildet dabei zwischen ihnen oft nur handflächen- bis tellergroße Brutplätze. Aber auch unter hohlliegenden Steinen (Abb. 12) können Brutplätze entstehen, die nur mit einer schmalen Randzone unter dem Stein hervorragen. Erst nach Entfernung des überdeckenden Steines kann man die Larven finden. Solche Stellen werden beim Spritzen sehr leicht übersehen und auch von dem mit sehr starkem Strahl ausgespritzten

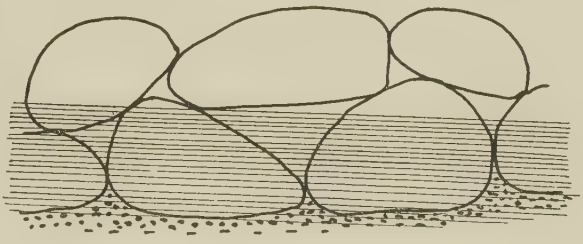

Abb. 12. *Superpictus*-Brutplatz unter hohlliegenden Steinen

Gift nicht immer erreicht. Durch Harken vor dem Spritzen müssen sie daher freigelegt werden. Durch Anlage einer oder mehrerer Sommerrinnen können kleine Pfützen zusammengefaßt und zum Abfluß gebracht werden. Allerdings zerstören die Regenfälle solche Sommerrinnen regelmäßig wieder. Besonders der Rand des fließenden Wassers enthält zwischen den Geröllsteinen häufig Brutplätze; insbesondere ist dies auch der Fall zwischen den großen Steinen, mit denen die Sommerrinnen ausgelegt und befestigt werden müssen. Auch hier muß mit starkem Strahl gesprizt und vorher gehackt werden. Kleine isolierte Wasserlachen können mit Sand oder Erde zugeworfen werden, aber nicht mit Geröll, da zwischen und unter ihm die Brutplätze unter Umständen bestehen bleiben können.

Weiter unten fließt das Wasser flach über Sand. Hier finden sich die Larven meistens nur am Rand in Buchten mit Vegetation oder im Strömungsschatten der im Sand liegenden größeren Steine und Holzstücke oder anderer Fremdkörper (alte Töpfe, Wagenteile usw.), außerdem auch außerhalb des fließenden Wassers in den Tritten von Mensch und Vieh. Solche Stellen werden gern übersehen, besonders dann, wenn sie zwischen zwei Armen des Baches liegen. Das Bild der Brutplatzverteilung in dem unteren Stück des Bach- oder Flußlaufes ändert sich täglich. Auch hier ist Harken vor dem Spritzen zweckmäßig.

c) Verkrautete Kanäle mit fließendem Wasser

Die *Superpictus*-Larven sitzen hier zwischen der Vegetation oft zusammen mit den Larven von *A. maculipennis*. Entkrauten und die Schaffung gerader und glatter Grabenränder und eines guten Gefälles kann diese Brutplätze vollständig beseitigen.

Alle diese Brutplatztypen können rein oder miteinander verbunden auftreten; auch sind sie nicht nur auf Bachläufe beschränkt, sondern auch durch Brunnenabflüsse können ähnliche Situationen geschaffen werden.

Da die Entwicklung der Larven von *A. superpictus* etwas rascher verläuft, als die von *A. maculipennis* und andererseits bei der Bekämpfung nicht alle Stadien restlos erfaßt werden, ist es zweckmäßig, alle 4 Tage zu spritzen oder zu stäuben. Letzteres scheint nach meinen Versuchen mehr Erfolg zu versprechen als Spritzen, vor allem auch deshalb, weil der Arbeiter sehen kann, ob der Giftstaub an alle Brutplätze gekommen ist oder ob er von der Strömung weggetrieben wurde. Aus der Praxis liegen mir darüber aber noch keine größeren Erfahrungen vor.

II.

Freilandversuche über die Brauchbarkeit einiger Mittel zur Bekämpfung der Malariamückenlarven

Bei der Besprechung der einzelnen Beispiele wurde bereits auf die Möglichkeiten der Beseitigung der Mückenbrutplätze eingegangen, woraus zu ersehen war, daß zuerst die Ursachen für die Entstehung eines Mückenbrutplatzes genau studiert werden müssen, bevor man die richtigen Maßnahmen zu seiner Beseitigung treffen kann. Allerdings wird die technische Beseitigung der Mückenbrutplätze niemals ganz ausreichen. Kleine Reste werden immer bleiben, die dann mit chemischen oder biologischen Mitteln unschädlich gemacht werden müssen.

Am Anfang der Malariasaison 1944 wurde von allen Malariastationen in Makedonien noch wie in den vorhergehenden Jahren die Bekämpfung der Malariamückenlarven nach der, von Barber, Rice und Mandekos (1936) und Mandekos (1940) angegebenen Vorschrift durchgeführt: Auf 10 l Wasser wurden 25 ccm einer Mischung aus 1 kg Pariser- bzw. Schweinfurtergrün, 2 l Petroleum und 3 g in 150 ccm Wasser gelöstem Trockeneiweiß genommen. Allerdings wurde später von den meisten Stationen der Eiweißzusatz weggelassen, da Erfahrung und Versuche gezeigt hatten, daß mit der Mischung auch ohne Eiweiß die gleichen Erfolge erzielt werden können.

Da 1944 neben Schweinfurtergrün auch noch andere Larvenbekämpfungsmittel (Kalziumarsenit der Gebr. Borchers A.-G., Goslar (Harz), Thiodiphenylamin der I. G. Farben und Neocid der Geigy-Werke, Basel) zur Verfügung standen, über deren Wirksamkeit in unserem Raum noch keine genügenden Erfahrungen vorlagen, wurden von Mitte Mai bis Ende Juli 1944 Freilandversuche mit ihnen angestellt.

Versuchsanordnung

Die Versuche sollten in enger Anlehnung an die in der Praxis geltenden Verhältnisse gemacht werden, weshalb die Brutplatzbearbeitung mit den landesüblichen Weinbergspitzen der Firma Dimitra, Athen, und Rückenverstäubern der griechischen Malariaorganisation von den griechischen Malariaaufsehern und ihren Arbeitern unter meiner Aufsicht durchgeführt wurde. Vorher wurde die Larvendichte festgestellt, indem mit einer 500 ccm fassenden Nierenschale eine bestimmte Anzahl Wasserproben, in der Regel eine auf 1 qm Wasserfläche, geschöpft und in ihnen die Anzahl der vier Larvenstadien gezählt wurden. 24 oder 48 Stunden nach der Bearbeitung wurde in einer gleichen Anzahl Wasserproben abermals die Larvendichte bestimmt und aus der Differenz dieser beiden Zahlen der Abtötungsprozentsatz errechnet. Dabei wurden allerdings Larvenstadien I, die am Kontrolltag gefunden wurden, nicht berücksichtigt, weil sie erst nach Beendigung der Wirksamkeit des Giftes aus den Eiern geschlüpft sind. In den folgenden Tabellen ist ihre Anzahl eingeklammert.

An stehenden Gewässern (Brutplätzen von *A. maculipennis*) konnte man nach dieser Methode genaue Ergebnisse erhalten, bei Bergbächen aber nur in einigen Fällen (Brutplätzen von *A. superpictus*), während meistens wegen des seichten Wassers und der vielen herausragenden Steine Schöpfproben nicht möglich waren.

Daher wurden hier die an der Oberfläche kleiner begrenzter Wasserstellen schwimmenden Larven gezählt, nachdem vorher das Wasser durch Auflockerung des Grundes mit der Hand getrübt und die Larven dadurch aus ihren Verstecken herausgetrieben worden waren. Diese Stellen wurden durch Farbe oder auffallende Steine gekennzeichnet, damit man sie bei der Kontrolle wiederfinden konnte. Außerdem wurden die Kontrollen auch noch an einer benachbarten Stelle durchgeführt. Genaue quantitative Ergebnisse können natürlich so nicht erhalten werden. Deshalb mußte die Wirksamkeit aller Mittel zuerst an stehenden Gewässern erprobt werden.

In allen Versuchen wurde mit einer Dimitraspritze 8 l Giftflüssigkeit auf 40—50 qm Wasserfläche verspritzt. Eine genaue, allgemeingültige Angabe über die Menge Giftflüssigkeit, die auf eine Flächeneinheit genommen werden muß, läßt sich nicht machen, da sie von der Beschaffenheit des Brutplatzes abhängt. Bei starker Vegetation muß mehr Flüssigkeit mit starkem Strahl ausgespritzt werden, während bei geringer oder gar keiner Vegetation ein feines Vernebeln genügt. Als Endergebnis muß jedenfalls das Gift als feiner Film auf der Wasseroberfläche gleichmäßig verteilt sein. Bei Brutplätzen mit vieler vertikaler Vegetation ist dem Bespritzen das Bestäuben mit einem Giftstaubgemisch vorzuziehen, weil beim Spritzen sehr viel Flüssigkeit in feiner Verteilung auf der Vegetation hängenbleibt und bei der heißen Sonne rasch verdunstet, ohne auf die Mückenlarven gewirkt zu haben, während der auf den Pflanzen hängengebliebene Giftstaub später zum größten Teil durch den Wind doch noch auf die Wasseroberfläche geblasen wird. Außerdem gewährt es insofern noch einen besonderen Vorteil, da man bei ihm genau sieht, welche Stelle bearbeitet wurde und welche nicht, was bei der Spritzmethode nicht der Fall ist. Hier kommen oft Doppelbearbeitungen von Flächen und Nichtbearbeitung von anderen vor. Mit 1 l Giftstaubgemisch lassen sich mit dem Rückenverstäuber etwa 100 qm Wasseroberfläche bestäuben. Zum Stäuben ist windstilles Wetter nötig. Die Staubwolke muß mit der Windrichtung auf die Brutplätze geblasen werden.

1. Versuche mit Kalziumarsenit

Kalziumarsenit wurde in drei verschiedenen Sorten geliefert, und zwar 1942 als ein braunes Pulver, das auf Grund von Freilandprüfungen von Prof. PEUS (1942 b) zum Bestäuben von großen *Anopheles*-Brutplätzen mit Motorverstäubern im Mischungsverhältnis Kalziumarsenit : Straßenstaub = 1 : 75 genommen wurde. Auch seine Verwendbarkeit als Spritzmittel war in Freilandversuchen geprüft worden, wobei brauchbare Ergebnisse mit 40 ccm einer Mischung von 2 l Petroleum, 1,5 l Kalziumarsenit und 3 g in 120 ccm Wasser gelöstem Trockeneiweiß auf 8 l Wasser erzielt wurden. Meines Wissens wurde aber das Kalziumarsenit in dieser Form in Makedonien nie praktisch verwendet. 1943 wurde grüngefärbtes Kalziumarsenit geliefert. Die eine von der Firma nicht näher bezeichnete Sorte sollte nur als Stäubemittel für die Motorverstäuber verwendet werden, während die andere, als „Spritzmittel" bezeichnete, besonders zur Herstellung von Aufschwemmungen geeignet sein sollte. Einige griechische Malariastationen, die mit diesem Mittel nach dem oben gegebenen Rezept gearbeitet haben, klagten über schlechte Erfolge. Im Sommer 1943 ergaben Prüfungen des Kalziumarsenit-Spritzmittels durch Dr. NIKLAS als günstiges Mischungsverhältnis 1,5 kg Kalziumarsenit, 2 l Petroleum und 100 l Wasser, das sind für eine Spritzenfüllung 120 g Kalzium-

arsenit, 160 ccm Petroleum und 8 l Wasser. Demnach ist also eine bedeutend höhere Konzentration von Gift und Petroleum nötig, als bei dem braunen Kalziumarsenit. Dieses Ergebnis wurde erst am Ende der Malariasaison bekannt, so daß es in der Praxis 1943 nicht mehr erprobt werden konnte. Zudem sträubten sich auch die griechischen Malariaärzte heftig gegen die Verwendung von Kalziumarsenit als Spritzmittel, da sie in ihren Versuchen (Damkas und Safiropulos, 1943) schlechte Ergebnisse mit ihm erzielt hatten, allerdings gebrauchten sie, wie sich später herausgestellt hat, bedeutend geringere Konzentrationen als Niklas. Die gute Wirkung des Kalziumarsenits in einer 3—5prozent. Mischung mit Straßenstaub dagegen erkannten sie voll an. Von den wenigen Stationen, die 1944 Kalziumarsenit nach dem Rezept von Niklas verwandten, gingen widersprechende Erfolgsmeldungen ein. In anderen Gebieten Griechenlands dagegen wurden 1944 mit 50 ccm Kalziumarsenit-Petroleum im Mischungsverhältnis 1 : 2 auf 6 l Wasser gute Erfolge erzielt. Wichtig bei der Herstellung der Emulsion ist, daß das Gift allmählich unter ständigem Rühren in das Petroleum gegeben wird, das ebenfalls nur nach und nach zugegossen wird.

Meine Versuche mit den grünen Kalziumarsenitpräparaten (Tabelle 1), die 1944 nur noch zur Ausgabe kamen, zeigten, daß zwar

Tabelle 1

Versuche mit grünem Kalziumarsenit 1943 (Gebr. Borchers, Goslar/Harz)

Lfd. Nr.	Giftzusatz zu einer Spritzenfüllung mit 8 l Wasser	Brutplatz von	Temp. °C	Larvenstadien	I	II	III	IV	Summe	Puppen	Abtötung %	Bemerkungen
1	16 g Spm + 16 ccm P	*mac.*	19	vor dem Spritzen	130	133	39	15	327	—	88	schwer emulgierbar
			24	24 Std. n. d. Spritzen	(37)	26	7	5	(37) + 38	—		
2	70 ccm Mischung = 27,8 g Spm + 55,6 ccm P	*mac.*	28	vor dem Spritzen	141	38	46	28	253	7	75	Versager durch Verklumpung
			31	48 Std. n. d. Spritzen	(53)	30	17	17	(53) + 64	12		
3	120 g Spm + 160 ccm P	*mac.*	31	vor dem Spritzen	43	24	13	14	94	10	95	gut
			25	24 Std. n. d. Spritzen	(3)	—	4	1	(3) + 5	2		
4	160 g Spm + 160 ccm P	*mac.*	29	vor dem Spritzen	7	62	33	10	112	—	92	gut, vgl. Bemerk. 1
			24	24 Std. n. d. Spritzen	—	2	13	5	20	9		
5	70 ccm Mischung = 27,8 g Stm + 55,6 ccm P	(a) *mac.*	30	vor dem Spritzen	60	21	9	6	96	—	94	Best. Rezept!
			22	48 Std. n. d. Spritzen	(34)	1	4	1	(34) + 6	1		
		(b) *sup.*	23	vor dem Spritzen	118	—	30	20	168	—	97	
			23	24 Std. n. d. Spritzen	—	5	1	2	8	—		

Abkürzungen: P = Petroleum, Spm = Spritzmittel, Stm = Stäubemittel, *mac.* = *Anopheles maculipennis*, *sup.* = *A. superpictus*. Bei der Berechnung des Abtötungsprozentsatzes blieben die Larvenstadien I des Kontrolltages unberücksichtigt.

mit Kalziumarsenit in Petroleumemulsion genügende Abtötungserfolge erzielt werden können, daß aber dabei etwa die vierfache Menge Petroleum als bei der Verwendung von Schweinfurtergrün nötig ist und daß Versager infolge starker Klumpenbildung häufig vorkommen können. Wegen des höheren Petroleumverbrauchs und wegen dieser Unsicherheitsfaktoren wurde es 1944 in Makedonien überhaupt nicht als Spritzmittel verwendet, sondern allein der Verstäubung mit Motorverstäubern vorbehalten.

2. Versuche mit Thiodiphenylamin

Thiodiphenylamin[1]), ein graues Pulver, mit dem in Rußland bei der *Anopheles*-Bekämpfung vom Flugzeug aus sehr gute Ergebnisse erzielt wurden (ZUMPT und DIMISSOWA, 1944), war bisher in Makedonien noch nicht zur Anwendung gekommen. Nach Freilandprüfungen im Jahr 1943 hatte es bei einer Mischung mit Straßenstaub im Verhältnis 1 : 5 einen Abtötungsprozentsatz von 100 % erreicht (NIKLAS, 1944). 1944 machte ich mit dem bereits im Vorjahre gelieferten Mittel weitere Freilandversuche und erhielt bei der Mischung mit Straßenstaub im Verhältnis 1 : 7, 1 : 10, 1 : 15 je 100 %, im Verhältnis 1 : 50 99 % und im Verhältnis 1 : 100 im *Superpictus*-Bach 97 % Abtötung. Die vollständige Wirkung erfolgte erst nach 48 Stunden, nach 24 Stunden wurden regelmäßig noch eine Anzahl lebender, aber deutlich kranker Larven gefunden. Die Mischung des Giftes mit dem Straßenstaub erfolgte in Mischtrommeln bei 400 ruckartigen Umdrehungen, das Verstäuben mit Rückenverstäubern.

Auch als Spritzmittel in Petroleumemulsion und in einfacher Aufschwemmung in Wasser hat sich Thiodiphenylamin bewährt (Tabelle 2). Das Mittel ist leichter als Wasser und bildet auf ihm eine gut schwimmende Schicht, die sich gerne an den Gefäßwänden anlegt und manchmal zu einer Verstopfung der Spritzdüsen führt, so daß sie etwas öfter gereinigt werden müssen als beim Arbeiten mit Schweinfurtergrün. In Petroleumemulsion ist eine Düsenverstopfung seltener. Eine Analyse des physikalischen Verhaltens von Thiodiphenylamin gibt NIKLAS (1944). Die Herstellung der Aufschwemmung erfolgt durch einfaches Einfüllen der erforderlichen Thiodiphenylaminmenge in die mit der entsprechenden Wassermenge gefüllten Spritze. Nach dem Einpumpen der Luft muß kräftig geschüttelt werden. Zur Herstellung der Petroleumemulsion gibt man am zweckmäßigsten unter ständigem Rühren in die Hälfte des Petroleums das Thiodiphenylamin und dann den Petroleumrest ebenfalls unter ständigem Rühren dazu. Thiodiphenylamin verleiht dem Petroleum eine schwach rötliche Farbe. Es

[1]) Strukturformel:

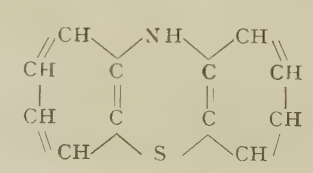

Tabelle 2

Versuche mit Thiodiphenylamin (I. G. Farben)

Lfd. Nr.	Giftzusatz zu einer Spritzenfüllung mit 8 l Wasser	Brutplatz von	Temp. C°	Larvenstadien	I	II	III	IV	Summe	Puppen	Abtötung %
1	16 g Thio. + 32 ccm Petrol.	*mac.*	26	vor dem Spritzen	34	77	43	2	156	—	100
			26	24 Std. n. d. Spritzen	—	—	—	—	—	—	
2	8 g Thio. + 16 ccm Petrol.	*mac.*	29	vor dem Spritzen	229	136	52	—	417	—	100
			24	24 Std. n. d. Spritzen	17	20	3	—	40	—	
			24	48 Std. n. d. Spritzen	(102)	2	—	—	(102) + 2	1	
3	16 g Thio.	*mac.*	28	vor dem Spritzen	27	24	19	4	74	—	100
			25	24 Std. n. d. Spritzen	—	—	—	—	—	—	
4	16 g Thio.	*sup.*	—	vor dem Spritzen	nicht gezählt		107	76	183	—	97
			—	24 Std. n. d. Spritzen			9	8	17	—	
			—	48 Std. n. d. Spritzen			3	1	4	—	

setzt sich bei längerem Stehen als eine ziemlich feste graue Masse ab, die allerdings durch Rühren und kräftiges Schütteln wieder aufgelöst werden kann. Vor 24 Stunden angesetzte Thiodiphenylamin-Petroleum-Mischung hatte ihre insekticide Wirkung nicht eingebüßt. Weitere in der Tabelle nicht aufgeführte Versuche an *Superpictus*-Brutplätzen mit nicht genauen Larvenauszählungen haben gezeigt, daß auch 8 g Thiodiphenylamin auf 8 l Wasser zu einer restlosen Larvenbekämpfung noch genügen. Beide Verfahren haben sich auch in der Praxis gut bewährt.

3. Versuche mit Neocid

Neocid, eines der neuen Insekticide mit dem DDT-Wirkstoff, wurde als Larvenbekämpfungsmittel bereits 1943 von Mandekos mit sehr gutem Erfolg geprüft. Auch ich erhielt bei einer Versuchsreihe eine fast immer 100prozent. Abtötung. Da es auch auf *Culex*-Larven wirkt, hat es sich besonders bei der Bearbeitung der zum Teil durch Abwässer stark verunreinigten Bachbetten innerhalb der Stadt Saloniki bewährt, da zugleich mit den *Anopheles*-Larven auch alle übrigen Stechmückenlarven beseitigt wurden. Es kann wie Thiodiphenylamin in Petroleumemulsion und in einer Wasseraufschwemmung in denselben Konzentrationen verwendet werden.

Aus den Freilandprüfungen ergeben sich als brauchbare Rezepte:

1. 70 ccm einer Mischung aus 27,8 g grünem Kalziumarsenit und 55,6 ccm Petroleum auf 8 l Wasser. Unwirtschaftlicher als die anderen Mittel. Zweckmäßiger ist daher seine Verwendung als Stäubemittel mit Straßenstaub gemischt im Verhältnis 1 : 50.
2. Thiodiphenylamin mit Straßenstaub gemischt im Verhältnis 1 : 100.

3. 8 g Thiodiphenylamin + 16 ccm Petroleum auf 8 l Wasser. Auch ohne Petroleum, doch werden dann die Spritzdüsen leichter verstopft.
4. 8 g Neocid + 16 ccm Petroleum auf 8 l Wasser. Auch hier kann das Petroleum fortfallen.

4. Erfahrungen mit biologischen Larvenbekämpfungsmethoden

Wie bereits erwähnt wurde, lieben die drei in Makedonien die Malaria übertragenden Mückenarten hohe oder die Oberfläche des Wassers dicht überziehende Vegetation nicht. Sie meiden daher dichte Schilfbestände und die Stellen der Gewässer, die von einem dichten Wasserlinsen- (*Lemna*-) Bestand bedeckt werden. Durch künstliche Ansiedlung von *Lemna* können tatsächlich für Mückenbrutplätze geeignete Stellen larvenfrei gemacht werden. Ich konnte mich selbst davon bei Gida überzeugen. Es war ein durch einen artesischen Brunnen verursachter Sumpf, der immer ein larvenreicher Brutplatz war, in dem aber 1944 nach Ansiedlung von *Lemna*, die ihn bald vollständig überwuchert hatte, keine Larve mehr gefunden werden konnte. Doch bildet die *Lemna* nicht überall einen solchen geschlossenen Verband. EICHLER (1944) dagegen stellte die Entwicklung der Larven von *A. maculipennis* und *A. claviger* in dichten *Lemna*-Teppichen fest.

Mückenbrutplätze, die während des ganzen Sommers nicht austrocknen, kann man durch Einsetzen des die *Anopheles*-Larven mit Vorliebe fressenden, lebendgebärenden Zahnkarpfens der Gattung *Gambusia*[1]), die aus den Südstaaten Nordamerikas in allen Malaria-

[1]) Über die zur Malariabekämpfung aus den südlichen und südöstlichen Staaten von USA eingeführten Gambusienarten herrscht in der Literatur ein nomenklatorischer Wirrwarr. Genannt werden *Gambusia affinis* Baird et Girard 1854, *G. hoolbrooki* Girard 1859 und *G. patruelis* Baird et Girard 1854. Nach Mitteilung von Herrn Dr. W. LADIGES, dem ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank für seine Auskunft geben möchte, sind alle drei gute, aber schwer zu unterscheidende Arten. *G. holbrooki* unterscheidet sich von den beiden anderen Arten durch die zum größten Teil schwarzen Männchen. *G. affinis*, die mit *G. patruelis* oft verwechselt wird, ist bedeutend empfindlicher als diese. Letztere wurde 1904 von A. LEALE zur Vertilgung der *Anopheles*-Larven zum erstenmal ausgesetzt, und zwar auf Hawai, wo sie sich gut bewährt hat und von wo aus sie über die Philippinen und andere Malariagebiete Ostasiens verbreitet wurde. SELLA brachte *G. patruelis* zuerst nach Europa, und zwar nach Spanien. Von da führte sie GRASSI nach Italien und die ROCKEFELLER Foundation nach Griechenland ein (JORDAN 1927). Sie ist ein sehr kleiner Fisch. Das Weibchen erreicht kaum 6 cm Länge, das Männchen nur ein Drittel davon. Die Hauptfarbe ist helloliv, der Bauch silbrig. Im Hochzeitskleid zeigt das Männchen schöne opalisierende blaue Töne am Kopf und an den Seiten. Für trächtige Weibchen ist ein schwarzer Fleck auf jeder Seite des Bauches charakteristisch. Die Rückenflosse ist siebenstrahlig, die Analflosse beim Männchen lang und schlank und in ihrem Vorderteil zu einem Begattungsorgan umgebildet. Beim Weibchen dagegen ist sie breit, von normaler Gestalt und zehnstrahlig. Außerdem besitzen die Fische noch eine Ventralflosse und zwei Brustflossen, die bei beiden Geschlechtern gleich ausgebildet sind. Sie schwimmen meistens an der Oberfläche des Wassers. Die Weibchen legen keine

ländern mit gutem Erfolg eingeführt wurde, larvenfrei halten. In stehenden oder nur langsam fließenden Gewässern können sich die Gambusien in Makedonien ganz gut einbürgern. Während des Winters, bei Sinken der Temperatur unter 10° C verkriechen sie sich in den Schlamm zu einer Art Winterschlaf, dabei sterben aber immer sehr viele, so daß im Frühjahr, wenn die ersten Mückenlarven auftreten, gewöhnlich nicht genug Gambusien da sind, um mit den Larven restlos aufzuräumen. Erst im Lauf des Sommers, wenn sie sich wieder stärker vermehrt haben, können sie das Gewässer larvenfrei halten. Ein weiterer Mißstand ist der, daß viele Mückenbrutplätze im Sommer austrocknen und damit auch die Gambusien aussterben und dann im nächsten Frühjahr neu eingesetzt werden müssen. Auch erreichen sie vom Hauptbrutplatz durch eine kleine Erdwelle abgetrennte Nebenbrutplätze nicht, so daß sich in diesen die Larven entwickeln können, wie ich im Strumatal bei Fitoki z. B. feststellen konnte. Als Feinde der Gambusien kommen in Betracht: Raubfische wie Hechte, Aale und forellenartige Fische, ferner Wasserschildkröten, Schwimmkäfer (*Dytiscus*), und nach meinen Beobachtungen auch Rückenschwimmer (*Notonecta* spec.). Ich beobachtete ihn, wie er über ein Gambusienmännchen herfiel, es in den Rücken stach, bis es gelähmt war, und dann noch längere Zeit an ihm sog.

Um schon im zeitigen Frühjahr eine genügend große Anzahl Gambusien zum Aussetzen zu haben, wurden als Gambusienreservoir die von der bereits beschriebenen Therme von Langada erwärmten Wasser gewählt, die in größere Gruben als „Fischteiche" geleitet wurden. Tatsächlich hielten die Gambusien darin auch während des Winters annähernd ihren Populationsstand. Das Umsiedeln der Fische ist nicht einfach und muß mit großer Vorsicht erfolgen. Am besten ist es, wenn nur wenige Fische in einer Spezialkanne transportiert werden. Massentransporte, wie sie versucht wurden, machten große Schwierigkeiten und brachten sehr viele Verluste. Zunächst müssen die Tiere mit einem leichten Netz gefangen werden. Dabei dürfen nur wenige Fische im Netz aus dem Wasser gezogen werden. Befinden sich zu viele im Netz, so stirbt schon hier ein großer Teil von ihnen ab. Vorsichtig muß das Netz dann in die großen, etwa zu einem Drittel oder höchstens zur Hälfte mit aus dem Fischteich entnommenen Wasser gefüllten Tonnen entleert werden. Das Fangen der Fische auf diese Weise ist sehr zeitraubend, auch dürfen dabei die Fische nicht lang im Netz herumgetragen werden. Wir verfuhren am besten so, daß wir sie aus dem Netz zuerst in einen mit Wasser gefüllten

---

Eier, sondern bringen voll entwickelte Junge zur Welt, deren Anzahl bei einem „„Wurf" sehr stark von den äußeren Umständen (Temperatur, Ernährung) abhängig ist. Sie dürfte im Durchschnitt 10—20 betragen. Je nach Länge der warmen Jahreszeit kann sich dies im Jahr vier- bis siebenmal wiederholen. Eigene Beobachtungen konnte ich darüber leider nicht machen, da ich ständig unterwegs war.

Eimer brachten und dann diesen in die auf dem LKW stehenden Tonnen vorsichtig umgossen. Auch auf diesem Weg hatten wir immer noch einige Tote. Sind die Fässer gefüllt — man rechnet 1000 bis 1500 Fische auf 100 l Wasser —, dann kommt ein Holzkreuz auf die Wasseroberfläche, damit beim Fahren, das sehr langsam geschehen muß, ein unnötiges Spritzen vermieden wird. Trotz aller Vorsichtsmaßregeln kamen nur sehr wenige Fische am Einsatzort an.

Auch beim Einsetzen der Fische muß große Vorsicht walten. Zwischen dem Wasser im Transportgefäß und dem am Bestimmungsort herrscht eine Temperaturdifferenz, die dadurch ausgeglichen werden muß, daß man zu den Fischen im Transportgefäß das neue Wasser so lange allmählich zugibt, bis der Temperaturausgleich auf 1—2 ° genau erfolgt ist. Geschieht dies nicht sorgfältig genug, so erkälten sich die Fische leicht und sterben ab. Trächtige Weibchen sind besonders empfindlich. Da ein Männchen mehrere Weibchen begattet, darf am Aussetzungsort ruhig ein Weibchenüberschuß sein. In Wirklichkeit sind aber meistens mehr Männchen als Weibchen da, weil die Männchen widerstandsfähiger sind. Man pflegt nicht mehr als 50 bis 100 Fische an einer Stelle auszusetzen und rechnet 1—2 Fische auf den Quadratmeter Wasserfläche. In Gewässer, von denen zu erwarten ist, daß sie im Trockensommer austrocknen, Gambusien einzusetzen, hat keinen Zweck. Die biologische Bekämpfung der Mückenlarven mit Gambusien ist immer unvollständig und nur für kleine Brutplätze wie Wasserbecken, Zisternen und dgl. wirklich geeignet. Im freien Gelände kann sie nur als eine zusätzliche Maßnahme gewertet werden.

III.

Einige für die Praxis wichtige Fragen

1. Wie lange darf ein Mückenbrutplatz unbearbeitet bleiben?

Eine Antwort auf diese Frage, die zur Festlegung der Bekämpfungstermine sehr wichtig ist, gibt der folgende Versuch. Nach der bei der Larvenbekämpfungsmittelprüfung üblichen Methode wurden in einem kleinen Brutplatz bei Strimonikon die Larven ausgezählt, dann wurde er mit einem Fraßgift bespritzt und nach 24 Stunden wieder ausgezählt. Ein großer Teil der Larven war abgestorben, die älteren noch lebenden Larven waren sichtlich krank und kaum bewegungsfähig, nur einige erst aus dem Ei geschlüpfte Larven waren munter, da sie von dem bald untersinkenden Gift nichts mehr zu fressen bekommen hatten. Von jetzt an wurde der Tümpel auf natürliche Weise wieder neu mit Larven besiedelt, wie sich aus seiner Larvenzusammensetzung gut ablesen läßt. Da der Tümpel während der Versuchszeit allmählich ausgetrocknet ist, konnten statt der anfangs 50 Wasserproben, am 19. Juni nur 40 und am 28. Juni nur 30 entnommen werden. Um vergleichbare Zahlen zu haben, wird daher

in der folgenden Tabelle die aus der genannten Anzahl Proben gewonnene Durchschnittszahl der Larven für eine Probe angegeben.

Datum	Larvenstadien[1])				Summe	Zahl der Proben	Temperatur °C	
	I	II	III	IV				
14. Juni . .	0,34	(0,4)	(0,06)	—	0,34 (0,46)	50	24	morgens
15. Juni . .	2,04	0,04	—	—	2,08	50	24	
16. Juni . .	4,98	—	—	—	4,98	50	22	
19. Juni . .	7,95	1,175	—	0,025	8,45	40	22	
28. Juni . .	3,5	4,16	1,97	—	9,63	30	37	abends

Die vollständige Larvenentwicklung nimmt nach Hadjinicolaou (zit. Livadas and Sphangos, 1941) bei *A. maculipennis* im Laboratorium bei 22 °C nur 14,2 Tage in Anspruch, dabei ist aber eine gleichmäßige Temperatur Voraussetzung, während im Freien die Temperatur in der Nacht stark sinkt. Die kleinen Tümpel kühlen sich dabei auch sehr stark ab. Ich maß Temperaturschwankungen von 8 °C innerhalb von 24 Stunden. Deshalb muß mit einer Verlängerung der Larvenentwicklung gerechnet werden. Leider konnte ich infolge Standortwechsels meine Beobachtungsreihe nicht vollenden. Jedenfalls dürfen aber stehende Gewässer nicht länger als 14 Tage unbehandelt stehenbleiben, da sich sonst Mücken aus ihnen entwickeln können.

2. Warum ist die Malariagefahr in der Stadt geringer als auf dem Land?

Vergleichen wir die Milzindexzahlen der Städte mit denen der Dörfer, so ergibt sich daraus, daß sie in den größeren Städten durchwegs geringer sind als in den Dörfern auf dem flachen Land in derselben Gegend. Sie waren z. B. 1942 im Stadtkern von Saloniki 2—8, in den westlich davon gelegenen Dörfern aber 43—52, im Stadtkern von Katerini 4 und in den Dörfern der Umgebung 26, 27, 95 usw. Aufklärung hierüber gibt ein Vergleich der Mückenfangzahlen für *A. maculipennis* und *sacharovi* der Mückenfangstationen in Lamia (Milzindex 6,5) aus dem Jahr 1942. Daraus ergibt sich: Die Mückenbrutplätze liegen in den ausgedehnten Sümpfen der Spercheiosebene, die sich kilometerweit bis ans Meer erstrecken. Am Stadtrand, besonders an der den Sümpfen zugekehrten Seite, finden sich die Mücken in ungeheuerer Menge in den wenigen vorhandenen Häusern ein. Es gelangen dann aber nur noch wenige Mücken in das Stadtinnere. Dazu kommt dort noch, daß sich die Mücken, je zahlreicher die Häuser werden, um so mehr in ihnen verteilen und daß ihnen dann auch um so mehr Menschen zum Stechen zur Verfügung stehen. Damit besteht aber für den einzelnen Menschen um so weniger die Gefahr, von einer Mücke gestochen zu werden. In der Stadt sind *Anopheles*-Brutplätze sehr

[1]) In ( ) kranke Larven.

selten, weil in ihr alle stehenden Gewässer stark verunreinigt sind, so daß die *Anopheles*-Larven nicht mehr in ihnen gedeihen können. Dafür gibt es in ihnen desto häufiger andere Stechmückenlarven, die z. B. in Saloniki allein durch ihr Stechen so lästig werden, daß sie einen besonderen Bekämpfungsdienst nötig gemacht haben. Ihre Brutstätten, die ich gesehen habe, waren 12 Gräben von einer Gesamtlänge von etwa 12 km, die sich vom Berg zum Meer quer durch die ganze Stadt ziehen und gewöhnlich im Sommer nur teilweise — durch Abwässer stark verschmutztes — Wasser führen, zum großen Teil aber ganz trocken sind. Dazu kommen noch etwa 4000 nicht sehr tiefe Schöpfbrunnen, an die 700 Abortgruben und Brunnen, unterirdische Gewässer von insgesamt 376 qm in Luftschutzstollen, die in den Fels des Burgberges gehauen und knietief mit dem vom Gewölbe ständig herabtropfenden Wasser gefüllt waren, in Kellern von halbfertigen und im Bau stecken gebliebenen Häusern, weiterhin ungezählte Wasserbehälter in Wohnungen und Gärten, und schließlich Wasserstellen, die durch Schadhaftwerden der Wasserleitungsrohre entstanden sind. In allen diesen Stellen wurden nie oder nur ganz selten einmal — wie in dem Graben bei der Alatinamühle — *Anopheles*-Larven gefunden. Die häufigsten Stechmückenarten waren in Saloniki *Culex pipiens* L., *Theobaldia annulata* Schrank, *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* L., letztere besonders zahlreich im Hochsommer und Frühherbst.

In manchen Landstädten, in denen die Einwohner noch große Landwirtschaft betreiben, wären die Malariaerkrankungen geringer, wenn die Landarbeiter nicht mit ihren Familien während der Erntezeit auf ihren Feldern ohne jeden Mückenschutz zu übernachten pflegten. Überhaupt ist das Schlafen im Freien ohne Mückennetz während der heißen Jahreszeit weit verbreitet, und dies besonders in den hochgradig malariaverseuchten Ebenen, weil es hier auch in der Nacht schwül bleibt, während es im Gebirge oft erheblich abkühlt, und daher ein Schlafen im Freien nicht angenehm macht. Die Bauerngehöfte auf der Kampania haben, wie bereits erwähnt, eine besonderes halboffenes Gebäude, das auf einer Plattform neben einer Feuerstelle die Schlafstatt enthält.

Die Malarialage der Städte mag sich auch deshalb günstiger gestalten als die vieler Dörfer, weil sie fast durchwegs auf dem Hügelland liegen und nur ganz wenige in den malariagefährdeten Ebenen. Diese Ebenen wurden überhaupt weitgehend von den Siedlungen gemieden, schon im Altertum, wie z. B. die alten Städte Olynth, Turone, Beroea u. a. zeigen; selbst der Wohnort der Götter wurde auf den höchsten Berg, den Olymp, verlegt und nicht in die ungesunde Ebene. Erst als nach dem „Abkommen über den Austausch griechischer und türkischer Bevölkerungsteile" Nordgriechenland 160 000 Einwanderer mehr aufnehmen mußte, als es Auswanderer hatte, wurden auch die mit ihrer Fruchtbarkeit lockenden Ebenen von den landesunkundigen

Einwanderern besiedelt, worauf der Malariatod unter ihnen eine reiche Ernte hielt, und auch heute noch gelten diese Orte, die oft durch die Vorsilbe Nea- (= Neu) gekennzeichnet sind (z. B. Nea-Chalkedon, Nea-Mudania, Nea-Magnesia, Nea-Flogita usw.), als die malariagefährdetsten von ganz Makedonien.

3. Die Mückenbrutplätze im Jahreslauf

Wenn im Oktober in Nordgriechenland die herbstlich-winterlichen Regen die kalte Jahreszeit einleiten, haben sich schon längst die begatteten *Anopheles*-Weibchen in ihre Winterquartiere, dunkle Ställe und Keller, zurückgezogen. Als erste beginnen die Weibchen von *A. superpictus* Anfang September in ihrem Körper Fett zu speichern. Mitte Oktober war der größte Teil von ihnen bereits in den Winterquartieren. *A. maculipennis* und *sacharovi* folgten etwas später; doch ist ihre Winterruhe unvollständig. Während *A. superpictus* in ihr kein Blut saugt, sondern nur das gespeicherte Fett assimiliert, so wurden an warmen Wintertagen manchmal die Weibchen von *A. maculipennis* und *sacharovi* mit frischem Blut in Magen und Darm gefunden (Livadas and Sphangos, 1941).

Im März beginnt die Wachstumszeit. Die Natur grünt und blüht in der Ebene, während auf den Höhen der Schnee langsam schmilzt, der sich teilweise durch den Winter erhalten hat, zum Teil aber auch noch neu fällt. Am 1. Mai 1944 z. B. fiel noch auf den Höhen um Florina Neuschnee. Bäche und Flüsse schwellen durch die Schneeschmelze und die reichlichen Frühjahrsregen mächtig an. Der Temperaturanstieg von März bis Mai ist sehr hoch, in Saloniki betrug in der Zeit von 1893—1911 das Monatsmittel der Temperaturen im März 10,1°, im April 14,0° und im Mai schon 19,4° C, in Serres, wo das Klima nicht so stark unter dem ausgleichenden Einfluß des Meeres steht, sind die Unterschiede noch stärker. Hier betrugen diese Zahlen in den Jahren 1928—1930 9,2°, 15,6° und 20,5° C (Schultze, 1937). In dieser Zeit erreichen in der Ebene überall die Sümpfe durch die Überschwemmungen und den hohen Grundwasserstand ihre größte Ausdehnung und daher nimmt auch die Entwicklung von *A. maculipennis* und *sacharovi* sehr stark zu. Die überwinterten Weibchen haben im März oder Anfang April, in den ersten wärmeren Tagen des Jahres, ihre Winterquartiere verlassen und ihre Eier abgelegt. So fand ich die ersten Larven von *A. maculipennis* am 18. April 1944 im I. und II. Stadium in den Sümpfen bei Langada. Die erste Generation fliegt im Mai und bedingt das Ansteigen der Mückenfangkurve (Abb. 13) in diesem Monat.

Damit man sich ein Bild von der Entwicklung der Mückenpopulation machen kann, sind in allen Orten Griechenlands, in denen sich Malariabekämpfungsstationen — in Makedonien allein waren es 1942 47 und 1943 71 — befinden, eine Anzahl Mückenfangstationen eingerichtet, das sind meistens Ställe, in denen regelmäßig von dem Malariaaufseher wöchentlich eine bestimmte Zeitlang mit Hilfe

des Nochtröhrchens oder einer Mückenfangröhre Mücken abgefangen werden. Die gefangenen Mücken werden ausgezählt. Der wöchentliche Mittelwert der in 10 Fangstationen und in 10 Fängen erbeuteten *Anopheles* wird mit EMOA bezeichnet. Dieser Wert der verschiedenen Wochen ergibt, wenn er gewissenhaft gewonnen wird, ein klares Bild der Mückenpopulation. Abb. 13 zeigt die auf diese Weise gewonnenen Kurven vier verschiedener Stationen. Auf der Abszisse werden die Wochen von Mai bis Oktober, auf der Ordinate der Wert für EMOA eingetragen. Auch die Werte der verschiedenen Jahre können miteinander verglichen werden und geben interessante Aufschlüsse über die Beziehungen zwischen Mückendichte und Verlauf der Malariaerkrankungen.

Wenn die Hochwasser mit Aufhören der Regenfälle und nach Beendigung der Schneeschmelze zurückgehen, so lassen sie große Pfützen und Tümpel zurück, deren Wasser sich jetzt stark erwärmt. Dies sind alles Vorbedingungen für eine gute Entwicklung der *Anopheles*-Larven. Die Mückenfangkurve steigt daher im Juni weiter. Unterdessen hat aber im Juni der Trokkensommer eingesetzt. Die Regenfälle bleiben fast vollständig aus. Stehende, brütende Hitze liegt über der Ebene, die Vegetation verdorrt und verbrennt mehr und mehr, das Getreide ist reif und wird abgeerntet, nur der Mais steht noch auf den Feldern. Die Luft ist vom hochgerissenen Staub getrübt, wodurch die Fernsicht behindert wird und die Gebirge nur in Umrissen zu erkennen sind. Regelmäßige

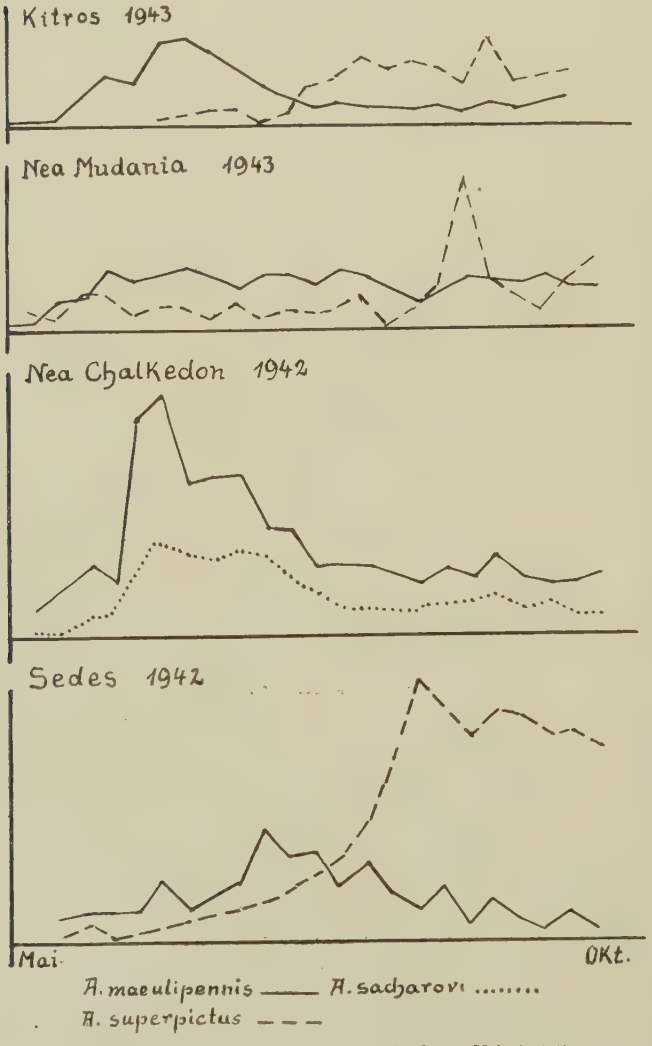

Abb. 13. Mückenfangkurven von verschiedenen Malariastationen. (Erklärung im Text)

mäßige Winde treten auf, so die Etesienwinde, die sich in den Vormittagsstunden ausbilden. Dazu kommen die Seewinde ebenfalls als Tageszeitenwinde. In Saloniki setzten sie z. B. fast pünktlich um 14 Uhr MEZ. ein. Verwandt damit sind die Bergwinde. Alle diese Winde fördern die Verdunstung der Mückenbrutplätze, die keinen neuen Zufluß mehr haben. Sie schrumpfen zusehends zusammen und trocknen aus, bevor die in ihnen enthaltenen Mückenlarven ihre Entwicklung vollendet haben. Auch dies drückt sich in der Mückenfangkurve aus. Sie sinkt im Trockensommer immer mehr und mehr, um schließlich auf einer geringen Höhe konstant zu bleiben, bis sich die Mücken im Oktober zur Überwinterung zurückziehen. Auch scheinen die Mücken im Trockensommer nicht mehr so viele Eier abzulegen wie im Frühjahr. Jedenfalls findet man auch in nicht bearbeiteten Brutplätzen ab August nur noch wenig Larven. Der Verlauf der Mückenfangkurve für *A. sacharovi* ist ungefähr derselbe. In Gegenden, in denen sein Auftreten durch Strandseen bedingt wird, erreicht sie durch das Aussalzen der Brutplätze früher ihren Tiefpunkt als die Kurve von *A. maculipennis*.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *A. superpictus*. Auch hier verlassen die Weibchen schon frühzeitig ihr Winterquartier. Die ersten Eier wurden nach Livadas and Sphangos (1941) am 26. März 1939 gefunden und die ersten Larven etwa ein Monat später, also etwa gleichzeitig mit denen von *A. maculipennis*. In der Zeit der Hochwasser sind aber die fließenden Gewässer für eine Entwicklung von *A. superpictus* denkbar ungünstig; denn die Fluß- und Bachbetten sind jetzt mit reißenden Wassermassen gefüllt. Nur wenig Gelegenheit finden die *Superpictus*-Larven für ihre Entwicklung. Die Mückenfangzahlen bleiben daher zunächst noch gering. Erst wenn im Lauf des Trockensommers die Bäche und Flüsse allmählich austrocknen und in ihren Betten nur noch wenig wasserführende Rinnen übrigbleiben, entstehen immer mehr Brutplätze und jetzt, wenn die Brutplätze von *A. maculipennis* schon zum großen Teil ausgetrocknet sind, finden sich die günstigsten Bedingungen für *A. superpictus*. Die Mückenfangkurve steigt plötzlich stark in die Höhe und bildet Mitte August bis Anfang September zumeist einen steilen Gipfel, um dann ebenso plötzlich abzusinken, wie sie hochgestiegen ist.

4. Anophelesauftreten in den Jahren 1942/43

Diese klimatisch gebundene *Anopheles*-Entwicklung drückt sich auch in dem verschieden starken Auftreten der Malaria in klimatisch verschiedenen Jahren aus. So war 1942 ein größeres Malariajahr als in dem bedeutend trockneren Jahr 1943. Dies ist aus der geringeren Sterblichkeit an Malaria im Jahr 1943 zu erkennen: sie betrug in denselben Dörfern 1942 48,4 % und 1943 25,08 %, also ungefähr die Hälfte. Dazu war im Herbst 1943 der Milzindex in 45 von 63 make-

donischen Gemeinden gesunken, in 3 gleichgeblieben und nur in 15 gestiegen. Die Zahl der in den Mückenfangstationen gefangenen Anophelen war 1943 entsprechend kleiner als 1942 und auch kleiner als 1941, wie die folgende Tabelle zeigt.

EMOA verschiedener Orte unter vollkommen gleichen Bedingungen in den drei Jahren gewonnen und errechnet

Malariastation	1941	1942	1943
Polykastron	94,5	209,4	46,8
Langada	122,6	120,2	76,0
Nea-Chalkidon	131,7	68,6	49,5
Katerini	137,9	136,2	22,3
Wassilika	185,1	222,0	157,4

Die absolute Zahl der gefangenen *Anopheles* in 33 Bezirken Makedoniens betrug 1942 49 829 und 1943 nur 27 322, die sich folgendermaßen auf die einzelnen Arten verteilt:

Art	1942		1943	
	absolute Zahl	Prozentsatz	absolute Zahl	Prozentsatz
A. maculipennis	29 994	60,2 %	16 594	60,8 %
A. sacharovi	4 080	8,2 %	1 270	4,6 %
A. superpictus	15 755	31,6 %	9 438	34,6 %
Summe	49 829	100,0 %	27 322	100,0 %

Betrachten wir dabei das prozentuale Verhalten der Arten zu einander, so sehen wir, daß der Anteil von *A. sacharovi*, des gefährlichsten Malariaüberträgers, auf die Hälfte gesunken ist, auch ein Grund dafür, daß die Malariaerkrankungen zurückgegangen sind. 1943 war eben bedeutend trockner als das vorhergehende Jahr und daher sind die Brutplätze von *A. sacharovi* frühzeitig eingetrocknet oder ausgesalzt. Für *A. superpictus* dagegen waren die Brutbedingungen günstig. Er hat daher auch zugenommen.

Schlußwort

Wenn in der vorliegenden Arbeit versucht wurde, die Bedingungen aufzuzeigen, die die Malaria als eine landschaftlich gebundene Krankheit erscheinen lassen, so darf dadurch nicht der Eindruck erweckt werden, als würde der Verlauf der Malaria allein durch die Mückenbrutplätze bestimmt. Es kommt als ebenso wichtiger Faktor noch der Mensch als Parasitenträger dazu, auf welche Erscheinung hier nicht näher eingegangen werden soll. Es sei nur darauf hingewiesen, daß infolge ihrer nomadisierenden Lebensweise die Wanderhirten (Aromunen, Vlachen oder Sarakatsanäen) in dieser starken Malariagegend ohne Malaria leben können, weil sie sich mit ihren Herden nur im Winter in den malariaschwangeren Ebenen aufhalten, während sie im

Sommer im malariafreien Gebirge, meistens oberhalb der Waldgrenze ihre Weiden aufsuchen (Livadas and Sphangos, 1941).

Das Vorkommen der Malariamücken allein beweist noch nicht, daß in einem Gebiet Malaria herrscht. Es müssen erst die Malariaparasiten durch den Menschen in das Gebiet gebracht werden. Ein schönes Beispiel dafür lernte ich in der Paßstraße zwischen Servia und Larissa kennen. Hier traten starke Malariaerkrankungen unter den deutschen Soldaten auf, die die Stützpunkte auf der Südseite des Passes besetzt hielten. In einem von diesen fiel plötzlich die ganze Besatzung durch Malaria aus. Wovon kam dies? Die Stützpunkte lagen um den Bergbach Serandoporos, in dem bei meinem Besuch am 3. Oktober 1943 noch zahlreiche *A. superpictus*-Larven vorwiegend im IV. Stadium vorhanden waren. Die von diesem Brutplatz stammenden Mücken konnten allein die Malariaüberträger sein. Die Parasiten konnten sie nur von den Soldaten selbst erworben haben, da infolge der zahlreichen Partisanenüberfälle auf die Paßstraße das ganze Gebiet — in der Hauptsache öde Berge — bis zu 15 km weit für Zivilisten vollständig gesperrt war. Die nächsten Siedlungen waren erst am Ende der Paßstraße Elason und Elefterochori mit einem verhältnismäßig geringen Milzindex von 21 bzw. 31. In der Tat enthielt auch die Truppe selbst, die vorher in einem stark malariaverseuchten Gebiet gelegen hat, zahlreiche Gametenträger, die noch durch viele griechische Freiwillige vermehrt wurden. Tiere, die die Mücken hätten vom Menschen ablenken können, waren auch nur in sehr geringer Zahl vorhanden — es waren eigentlich nur die Reitpferde der Offiziere. Dieses Beispiel mag zeigen, wie viele verschiedenartige Faktoren außer den Mückenbrutplätzen beim Zustandekommen einer Malariaepidemie noch eine Rolle spielen.

Der Ansatzpunkt aber, von dem aus der Mensch am besten die Malarialage einer Gegend zu beeinflussen vermag, sowohl im guten als auch im schlechten Sinn, sind die Mückenbrutplätze, weshalb ihre Kenntnis von besonderer Bedeutung ist; denn nur durch deren Studium kann die Malarialage gebessert oder ihre Verschlechterung verhindert werden.

Schrifttum und Quellenverzeichnis

1. Schrifttum

Barber, M. A. and Rice, J. B., a) Malaria studies in Greece. The relation of housing to malaria in certain villages of east Macedonia. Amer. Journ. Hyg. 1935, Vol. **22**.

— — b) Malaria studies in Greece. The malaria infection rate in nature and in the laboratory of certain species of Anopheles of east Macedonia. Ann. trop. med. 1935, Vol. **29**.

Barber, M. A., Rice, J. B., Mandekos, A., A dustless method of diluting and spreading Paris green in Malaria controll. Amer. Journ. Hyg. 1936, Vol. **24**, 41—44.

Batakliev, J., Das Weißmeergebiet (Ägäisches Meergebiet) und Bulgarien (Balgarsko Delo). Sofia 1943.

CAPELLE, W., Die Vorsokratiker. Kröners Taschenausgaben **119**. Stuttgart 1938.
DIMISSA, K. A., Handbuch der praktischen Malariakunde. Athen 1937. (Griechisch.)
DOFLEIN, F., Mazedonien. Jena, G. Fischer, 1921
EICHLER, W., *Anopheles*-Beobachtungen in Griechenland. Dtsch. Tropenmed. Z. **48**, 261—272, 1944.
— — Brackwasserverträglichkeit europäischer *Anopheles*-Larven und die Verwendung des Aräometers in der Brutplatzdiagnostik zur Malariabekämpfung. Z. hyg. Zool. **37**, 43—49, 1949.
HABS, H., Malariavorkommen und Fiebermückenverbreitung in SO-Europa. Karte VII, 4 mit Nebenkarte: Fiebermücken in SO-Europa. In: ZEISS, Seuchenatlas. Gotha, Perthes, 1944.
HESKE, F., Waldzerstörung und Erosion in Algerien. Beitr. zur Kolonialforschung 1943, **5**, 1—46.
JORDAN, D. S., The Mosquito-Fish (Gambusia) and its relation to Malaria. Ann. Rep. Smithonian Institution for 1926, 361—368. Washington 1927.
JONES, W. H. S., ROSS, R., ELLETT, G. G., Malaria, a neglected factor in the history of Greece and Rome. Cambridge 1907.
LIVADAS, G. A. and SPHANGOS, J. C., Malaria in Greece (1930—1940). 1941, **1**, 1940, **2**. Athen 1940/41.
NIKLAS, O., Zur Laboratoriumsprüfung staubförmiger Gifte gegen *Anopheles*-Larven, gezeigt am Beispiel des Ahiodiphenylamin. Tropenhyg. Schriftenr. 1944, Heft 12, 12—44.
MANDEKOS, A., Epidemiologische und experimentelle Untersuchungen über die Malaria in Makedonien. Helliniki Jatriki 1940, **6**. (Griechisch.)
MARTINI, E., Die biologische Malariabekämpfung in Mazedonien. Z. angew. Ent. **7**, 225—286, 1921.
— — Die Kaltstellung der Plasmodien und die Durchmischung der Anopheles als Erklärungsprinzipien in der Malaria-Epidemiologie. VII. Internat. Kongr. Entomol. 1939, **III**, S. 1608—1618.
— — Epidemiologie der Malaria. Tropenmed. Inst. d. Militärärztl. Akademie. Berlin 1941.
MISSIROLI, A., The varieties of *Anopheles maculipennis* and the malaria problems in Italy. VII. Internat. Kongr. Entomol. 1939, **III**, 1619—1640.
PAMPANA, E., La malaria in Grecia. Riv. Mal. 1941, **20**, 187—204.
PEUS, F., Die Stechmücken und ihre Bekämpfung. I. Teil: Die Fiebermücken des Mittelmeergebietes. Hyg. Zool. **8** (Schöps). Leipzig 1942 a.
RONNEFELDT, F., Die wichtigsten Klimafaktoren in Griechenland und ihre Bewertung. Tropenhyg. Schriftenr. Heft 5, 32—44. Stuttgart 1942.
— — Malariavorkommen und Fiebermückenverbreitung in Griechenland. Karte VII, 4 a. In: ZEISS, Seuchenatlas. Gotha, Perthes, 1944.
SCHULTZE, J. H., Vorläufiger Bericht über eine Reise nach Neugriechenland. Geogr. Wochenschr. 1933, **1**, 447—449.
— — Neugriechenland. Ergänzungsheft Nr. 233 zu Petermanns Mitteilungen. Gotha 1937.
SCHULTZE, L., Makedonien. Landschafts- und Kulturbilder. Jena, Fischer, 1927.
SPRENGEL, K., Theophrasts Naturgeschichte der Gewächse. I. Teil: Übersetzung. II. Teil: Erläuterungen. Altona J. F. Hammerich, 1822.
SUPAN-OBST, Grundzüge der physischen Erdkunde. 7. Aufl. **1** und **2**. Berlin und Leipzig 1927—1930.
WENYON, ANDERSON, MOLAY HELE, WATTERSTON, Malaria in Macedonia. Journ. Royal Army Med. Corps 1921/22.
WEYER,, F., Die Malaria-Überträger, Leipzig, Thieme, 1939.
— — Beitrag zur Stechmückenfauna von Mazedonien und Westthrazien. Deutsche tropenmed. Zeitschr. 1942, **46**, 249—257, 284—293.
ZUMPT, F. und DIMISSOWA, N., Versuche mit neuen *Anopheles*-Bekämpfungsmitteln. Zeitschr. hyg. Zool. 1944, **36**, 81—95.

2. Ungedruckte Quellen

Damkas et Safiropulos Expérience sur l'action antimalariaire du Calciumarsenit. 1943.

E. T. Y. E. M., Trockenlegungsarbeiten in Makedonien. 1941.

Hadjidakis, M., Kurze Geschichte der Städte Kawalla und Philippi im Rahmen der mazedonischen Geschichte.

Häusler, H., Das artesische Grundwasser und seine Beeinflussung durch Bohrung. 1942.

Mandekos, A., Giftwirkung von Neocid auf Larven, Puppen und Imagines von *Anopheles* und *Culicinae*.

Möllhausen, W., Zwei Jahre Malariabekämpfungsarbeiten im Bereich des Befehlshabers Saloniki-Ägäis. 1943.

Niklas, O., Bericht über Freilandprüfung von Larviziden. 1943.

Peus, F., Bericht über den Freilandversuch mit Kalziumarsenit zur Bekämpfung der *Anopheles*-Larven. 1942 b.

Referate

Braun-Riehm, Krankheiten und Schädlinge der landwirtschaftlichen und gärtnerischen Kulturpflanzen. Für Praxis und Studium. 6. Auflage, neubearbeitet von H. Braun. 345 S. mit 243 Abb. Berlin, Verlag Paul Parey, 1950. Preis halbl. geb. 22,— DM.

Dieses aus der landwirtschaftlichen und gärtnerischen Praxis und der Lehrbuchliteratur nicht mehr wegzudenkende Werk ist nun in völlig neubearbeiteter 6. Auflage erschienen. Durch Vereinigung in eine Hand konnte die Neuauflage einheitlicher gestaltet werden. Größter Wert ist in ihr auf die Symptomatologie gelegt worden, um die richtige Diagnose möglichst zu sichern. Denn von dieser hängt ja alles Weitere ab. Um die Unterschiede der Symptome besonders scharf herauszuheben, werden die letzteren am Anfang jedes Kapitels in einer dichotomischen Tabelle dargestellt.

In zweiter Linie werden die Ursachen der Krankheiten besprochen, also, wo es sich um parasitäre Krankheiten handelt, die Kennzeichen des Erregers, dann die äußeren Bedingungen, die den Parasitismus begünstigen usw. Der sehr klare Text ist durch zahlreiche, darunter viele neue Abbildungen unterstützt, so daß die richtige Erkennung der Krankheit kein Kunststück ist.

In dieser Weise werden alle wichtigen Krankheiten und Schädigungen behandelt, so daß der Landwirt und Gärtner in den weitaus meisten Fällen völlig einwandfreie Auskunft in dem Buch erhalten. Für jeden Landwirt und Gärtner unentbehrlich. Auch für den Studenten und Forscher eine gute Quelle, da die zahlreichen Literaturhinweise den Weg zum weiteren Eindringen weisen. K. E.

Kalshoven, L. G. E., De Plagen van de Culturgewassen in Indonesi. Deel I. 512 S. mit 297 Abb. im Text und 8 kolor. Tafeln. 's Gravenhage, Uitgeverij W. van Hoeve, 1950. Preis geb. fl. 33,75.

Das unter Mitarbeit von J. van der Vecht herausgegebene Werk behandelt die bis jetzt in Indonesien beobachteten tierischen Schädlinge der Kulturpflanzen. Es beginnt mit den Würmern, von denen einige Tylenchus-Arten eine große Rolle spielen, darauf folgen die Mollusken und die Arthropoden. Unter den Arachnoidae nehmen die Milben einen größeren Raum ein (etwa 20 Seiten). Unter den Orthopteren sind die Acridier und Tettigoniden ausführlicher besprochen mit vielen, teils sehr interessanten Abbildungen aus der Biologie und von den Schädigungen. Dasselbe trifft für die Termiten zu. Unter den Thripsen wird auch der kosmopolitische *Thrips tabaci* Lind. angeführt, der in letzter Zeit auch in der Türkei als großer Schädling aufgetreten ist. Unter den Wanzen lernen wir interessante, teils bizarre Formen kennen. Von den Pflanzenläusen wird die bei uns so unheilvolle *Myzus persicae* als Tabaklaus aufgeführt und ein Tabakblatt mit zahlreicher Besetzung dieser Laus abgebildet.

Auch unter den Kleinschmetterlingen finden wir eine bei uns vorkommende Art als argen Maisschädling in Indonesien, *Pyrausta nubilalis* Hbn. Die Limacodiden, die bei uns nur eine sehr unbedeutende Rolle spielen, treten in Indonesien in zahlreichen Arten schädlich auf. Ihre Raupen weisen die interessantesten Formen und Farben auf, die bei den verschiedenen Stadien sich oft stark verändern. Hierüber gibt die Tafel VIII eine gute Vorstellung.

Durch dieses erstklassig ausgestattete Buch hat die entomologische Weltliteratur eine wertvolle Bereicherung erfahren. Nicht nur die Pflanzenbauer in Indonesien werden großen Nutzen daraus ziehen, sondern alle Entomologen der Welt werden Interesse und Freude an dem schönen Werk haben. Reiche Literaturangaben bieten dem Wissenschaftler eine gute Grundlage für seine Forschungen. K. E.

Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Begründet von Paul Sorauer. IV. Band. Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen. I. Teil. Herausgegeben unter Mitarbeit zahlreicher Kollegen von Prof. Dr. H. Blunck. 427 S. mit 210 Abb. Berlin, Verlag Paul Parey, 1949. Preis geb. 38,— DM.

Es ist ein Zeichen für die ungebrochene Kraft unserer Wissenschaftler und des Verlegers, daß der vorliegende Band in dieser guten Ausstattung und in dieser wissenschaftlichen Vollkommenheit herausgebracht werden konnte. Der Herausgeber hat es verstanden, die richtigen Mitarbeiter heranzuziehen, so daß größte Zuverlässigkeit in den Angaben erreicht ist. Ja, selbst in den Literaturangaben, deren Vollkommenheit ja von jeher ein besonderer Vorzug des Handbuches war, ist trotz der großen durch den Krieg bedingten Schwierigkeiten Erstaunliches geleistet worden. Zahlreiche Stichproben, die der Referent angestellt, ergaben stets das gleich günstige Resultat. Die unvermeidlicherweise da und dort bestehenden Lücken in den Literaturangaben sind durchaus erträglich. Bezüglich der Nomenklatur hat sich der Herausgeber für das von Heikertinger und dem Referenten vertretene Kontinuitätsprinzip entschieden, was sicher von den meisten dankbar anerkannt werden wird. Alles in allem eine prächtige Leistung, zu der wir dem Herausgeber und Verleger gratulieren. Das Erscheinen dieses Werkes wird von jedem, der mit Pflanzenkrankheiten zu tun hat, aufs freudigste begrüßt werden. Gehört das „Handbuch" doch zu einem seiner wichtigsten und unentbehrlichen Hilfsmittel.

Der erste Teil des IV. Bandes enthält die Protozoen (von H. Thate), die Nematoden und die Annelliden (von Goffart), dis Mollusken (von Tomaszewski), die Arthropoden Allgemeines (von Kaufmann), die Crustaceen (von Thate), die Myriapoden (von Schubart), die Arachnoideen (von Zacher), die Apterygoten und Libellen (von Tomaszewski), die Embiopteren (von Friederichs), die Orthopteroideen (von Zacher), die Termiten (von Weidner) und die Physopoden (von Blunck). K. E.

Kemper, Heinrich, Die Haus- und Gesundheitsschädlinge und ihre Bekämpfung. Ein Lehr- und Nachschlagebuch für den Schädlingsbekämpfer. 2. Auflage IX, 344 S. mit 242 Abb. Berlin und München, Verlag Duncker & Humblot, 1950. Preis Ganzl. 18,— DM.

Die im Jahre 1943 erschienene 1. Auflage des vorliegenden Buches war bereits nach einem Jahr völlig vergriffen. Verfasser hätte gerne einige Jahre gewartet mit einer neuen Auflage, um wenigstens einen Teil der inzwischen erschienenen ausländischen Fachliteratur verwerten zu können. Doch die Dringlichkeit der Anfragen nach einer neuen Auflage ließ den Verfasser und den Verlag nicht mehr länger zögern an die Neuauflage zu gehen.

Das Buch ist in erster Linie für Schädlingsbekämpfer geschrieben, interessiert aber einen weit größeren Kreis wie Apotheker, Drogisten, Lehrer, Angehörige von Verwaltungsdienststellen usw.

Die Gliederung des Stoffes ist sehr klar und übersichtlich: Zuerst wird das Aufgabengebiet des Schädlingsbekämpfers umrissen, dann die gesundheitliche und wirtschaftliche Bedeutung der Schädlinge, Allgemeines über den Körperbau der Gliedertiere, Allgemeines über die Lebensweise der Schädlinge und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren, die wichtigsten Haus- und Gesundheitsschädlinge, geordnet nach bevorzugten Aufenthaltsstellen und befallenen Stoffen unter Berücksichtigung der hinterlassenen Spuren. (Dieser wichtigste Abschnitt ist in Tabellenform dargestellt.) Das 7. Kapitel, das umfangreichste des Buches (S. 65—215), enthält die Beschreibung der einzelnen Schädlinge, ihre Lebensweise, Schadwirkung usw. Das 8. Kapitel handelt von der Abwehr und Bekämpfung der Schädlinge. Unter den chemischen Bekämpfungsmitteln werden auch die neuen synthetisch hergestellten Berührungsgifte in einem längeren Abschnitt behandelt. In einem Anhang sind die für den Schädlingsbekämpfer wichtigen gesetzlichen Bestimmungen mitgeteilt.

So ist auf dem verhältnismäßig geringen Raum von 344 Seiten ein sehr großer Stoff übersichtlich und handlich dargestellt. Alles, was für den Schädlingsbekämpfer von Bedeutung ist, ist in dem Buch enthalten. Das Buch ist wohl geeignet, den Stand der Schädlingsbekämpfer zu heben und damit den Wunsch der meisten Schädlingsbekämpfer zu erfüllen. Möge nur recht ausgiebig Gebrauch von diesem ausgezeichneten Buch von seiten der Schädlingsbekämpfer gemacht werden. K. E.

Saalas, Uunio, Suomen Metsähyönteiset Sekä Muut Metsälle Vahingolliset Ja Hyödylliset Eläimet. (Die Forstinsekten Finnlands sowie übrige für den Wald schädliche und nützliche Tiere.) Helsinki, Verlag Werner Söderström Osakeyhtiö.

Nun hat auch das dritte der nordischen Länder sein eigenes forstentomologisches Lehrbuch erhalten, nach Schweden und Dänemark: Finnland. Nach der regen entomologischen Forschungsarbeit durch die Mitglieder der finnisch-entomologischen Gesellschaft einerseits und der großen Bedeutung des Waldes für Finnlands Wirtschaft andererseits kam das schöne Werk nicht überraschend. Der Verfasser des Werkes ist Prof. Dr. Uunio Saalas, der jahrzehntelang Finnlands Wälder durchstreift hat, um ihr Tierleben zu erforschen. In zahlreichen, teilweise sehr umfangreichen Arbeiten hat er die entomologische und forstliche Welt über die Ergebnisse seiner Forschung unterrichtet und sich damit einen hervorragenden Namen in unserer Wissenschaft gemacht.

Das vorliegende Werk hat sich die Aufgabe gestellt, ein möglichst vielseitiges Bild zu geben von der in Finnlands Wäldern lebenden reichhaltigen, wechselvollen und interessanten Insektenwelt und deren Bedeutung. Es will damit sowohl den Zwecken des Unterrichtes und der Praxis gerecht werden. Während der systematische Teil aufs Notwendigste beschränkt ist, hat die Biologie und Ökologie der einzelnen Arten eine recht umfassende Behandlung erfahren. Ganz besonderes Gewicht ist auf die forstwissenschaftliche Bedeutung der einzelnen Insekten und ihre Bekämpfung gelegt. Möglichst vielseitig werden die Ursachen der Gradationserscheinungen erörtert, deren Klärung ja wohl heute zu der zentralsten Frage der modernen Forstentomologie sich entwickelt hat.

Außer den Insekten sind in einem kurzen Anhang auch andere die finnischen Wälder bewohnende Tiere berücksichtigt, vor allem Vögel und Säugetiere und zwar besonders im Hinblick auf ihren indirekten oder direkten Nutzen oder Schaden, die sie dem Walde bringen.

So ist ein wertvolles Buch entstanden, was eine Hilfe für den finnischen Forstmann zur Erhaltung der ihm anvertrauten Wälder darstellt, darüber hinaus aber auch die Forst-Entomologen ganz Europas interessieren muß. K. E.

Escherich, Karl, Leben und Forschen (Kampf um eine Wissenschaft), 2. Auflage. 314 S., 26 Tafeln. Stuttgart, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, 1949. Preis geb. 14,— DM.

In diesem Buch, das die Lebenserinnerungen des betagten Altmeisters der angewandten Entomologie in Deutschland enthält, erweist sich Escherich als liebenswürdiger, vielseitig anregender, humorvoller Erzähler, der den Dingen und Verhältnissen im Leben immer eine gütig heitere Seite abzugewinnen weiß. Sie ist der Grundton, der das Ganze überstrahlt, darin an Hölderlins besinnliches Wort erinnernd „heiter sein ist alles". So, wenn der Verfasser seine Jugend- und Studienjahre schildert, dabei mit Bewunderung und Verehrung von seinen großen Lehrern spricht, die zu den bedeutendsten Köpfen der Naturwissenschaft in Deutschland gehörten und auch ihrer menschlichen Züge gedenkt, oder wenn er von seinen zahlreichen Reisen und ihren wissenschaftlichen Ausbeuten. von fremden Ländern, Menschen und deren Sitten plaudert, wenn er die oft erbitterten Kämpfe und Auseinandersetzungen hinter den Kulissen unserer Hochschulen berührt und die Mißstände ihres Berufungswesens geißelt, oder wenn es um sein eigenstes Arbeitsgebiet geht: um Ameisen- und Termitenforschung, und endlich um die großen Fragen der angewandten Entomologie.

In ihrer heutigen hohen Ausbildung verdankt sie in Deutschland Escherich entscheidende Anstöße. Seit seiner in Fachkreisen berühmt gewordenen Amerikareise, die dem Studium der dortigen Verhältnisse der Forschung und Organisation dieses Faches galt, ist sie bis jetzt zum Hauptinhalt seines Schaffens und Wirkens geworden. Er war es, der bei uns unermüdlich in Aufsätzen, Vorträgen, in Büchern und Vorlesungen durch die mitreißende Kraft seiner Persönlichkeit, die auch in seinen Lebenserinnerungen immer wieder durchbricht, die junge Generation für die großen Aufgaben entflammte, die auf dem Gebiet der angewandten Entomologie der Lösung harrten. Er war es auch vornehmlich, der die deutsche chemische Großindustrie bei der Entwicklung chemischer Kampfstoffe gegen Insekten beriet, und der alle Entwicklungsphasen der chemischen Bekämpfungstechnik gegen forstliche und landwirtschaftliche Schädlinge von ihren ersten Anfängen bis zu ihrer heutigen außerordentlich beachtlichen Höhe maßgebend beeinflußte. Ihm

verdanken die Deutsche Gesellschaft für angewandte Entomologie als Fachorganisation und zwei fachliche Zeitschriften ihre Entstehung, durch die er dem Gedanken der Schädlingsforschung und Schädlingsbekämpfung größere Stoßkraft und Volkstümlichkeit zu geben verstand.

Von all diesem handelt das Buch und — seinen Untertitel voll rechtfertigend — auch von den nicht unerheblichen Schwierigkeiten und Widerständen, von Bürokratismus, Verständnislosigkeit, ja Böswilligkeit, die es oft nicht nur bei Behörden, sondern selbst in den eigenen Reihen zu überwinden galt.

So sind Escherichs Lebenserinnerungen als Ganzes der Rechenschaftsbericht eines weltoffenen Forschers über ein voll ausgefülltes Leben, das der jüngeren Generation zum Ansporn werden kann. Bei der überragenden fachlichen Bedeutung seiner Persönlichkeit ist es zugleich ein wesentliches Stück Geschichte der angewandten Entomologie in Deutschland, die in ihm wohl ihren originellsten und schärfsten Verfechter gefunden hat. Es wird nicht nur im Kreis der angewandten Entomologen, die es als ein Stück Geschichte ihres Faches besonders angeht, sondern auch unter den zahlreichen in- und ausländischen Schülern Escherichs aus Land- und Forstwirtschaft und darüber hinaus in allen naturwissenschaftlich interessierten Kreisen, besonders der studierenden Jugend, begeisterte Leser finden. Zwölfer, München.

Trappmann, Walther, Pflanzenschutz und Vorratsschutz. Band 1: Grundlagen der Pflanzenpathologie. 270 S. mit 80 Abb. Stuttgart, S. Hirzel-Verlag. Preis geb. 20,— DM.

Mit dieser völlig neu bearbeiteten Auflage seiner früheren „Schädlingsbekämpfung" versucht Trappmann die theoretischen Grundlagen des Pflanzenschutzes aufzuzeigen und sie zugleich zu klären. Der gesamte Bereich des Gebietes kommt dabei zu Wort. Ausgehend von einer Betrachtung der Ziele des Pflanzenschutzes und seiner Geschichte seit dem Altertum ist der Hauptteil der Schrift den Grundlagen der Pflanzenpathologie gewidmet. Sie wird in ihren vielfältigen verwickelten Bezügen und Abhängigkeiten übersichtlich dargestellt und das hauptsächlichste Schrifttum zu den einzelnen Fragen kritisch gewürdigt, — ein Unterfangen, das eine gründliche Beherrschung von Stoff und Schrifttum und eine vieljährige praktische Beschäftigung mit dem Gegenstand erfordert.

Im Rahmen der pflanzenpathologischen Grundlagen werden die Voraussetzungen für konstitutionell und durch unbelebte Außenfaktoren verursachte Krankheiten, sowie die durch belebte Umgebungseinflüsse (Virus, Bakterien, Pilze, Algen, Flechten usw., sowie die verschiedenen tierischen Schädlinge) erzeugten Krankheiten und „Beschädigungen" in ihren Grundzügen behandelt. Dabei verweist Trappmann mit Recht auf den grundsätzlichen Unterschied und das im Grenzgebiet fließende Übergehen von „Krankheit" und „Beschädigung". Letztere und ihre Erreger, hauptsächlich tierische Schädlinge, sind wesentlich Sache angewandt-entomologischer Forschung. — Eingehender und auch unter philosophischer Beleuchtung bemüht sich der Verfasser um die Klärung des „Wesens der Krankheit", wobei er mit Recht das Anthropozentrische dieses Begriffes betont. Vom denkerischen Standpunkt aus muß solchen Versuchen freilich entgegengehalten werden, daß das „Wesen" einer Wissenschaft im Metaphysischen liegt und wie die neuere Ontologie zeigt, aus ihr selbst nicht zu erschließen ist.

Als Ganzes ist das Trappmannsche Buch eine überaus anregende und sehr beachtliche Neuerscheinung, die sich ihrem Inhalt nach weniger an den Anfänger, wie an den mit Fragen des Pflanzenschutzes schon Vertrauten wendet, dem sie ein treffliches theoretisches Rüstzeug für seine Arbeit bietet. Wohltuend berührt an dem Buch die sachlich klare Darstellung unter strenger Vermeidung überflüssiger Fremdwortbildungen, die in ähnlichen Versuchen Anderer, sich mit Grundfragen auseinanderzusetzen, zuweilen den Schein von Wissenschaft vortäuschen. Zwölfer, München.

Zander, Enoch, Studien zur Herkunftsbestimmung bei Waldhonigen mit besonderer Berücksichtigung der heimischen Waldgebiete. 267 S. mit 184 Abb. München, Franz Ehrenwirth-Verlag, 1949. Preis geb. 28,— DM.

Der vorliegende Band bildet den vierten und letzten der „Beiträge zur Herkunftsbestimmung bei Honig". Mit dieser Schriftenreihe, die größtenteils auf eigenen Untersuchungen aufbaut, hat Zander auf dem Gebiet der Honigherkunftsbestimmung bahnbrechend gewirkt und der angewandten Entomologie ein neues praktisch sehr wichtiges

Forschungsfeld erschlossen. Im Gegensatz zu den Blütenhonigen, die die ersten drei Bände des Werkes behandeln, sind die Waldhonige ihrer Herkunft nach vornehmlich Honigtauhonige. Ihre Grundstoffe werden von verschiedenen Rhynchoten geliefert. Bei unseren Waldbäumen sind es zumeist Lachniden und Cocciden, so beispielsweise für die Tanne *Lachnus pichtae*, für die Fichte *Lachnus hyalinus*, *Lecanium hemicryphum* u. a. Die wirtschaftliche Bedeutung der Honigtauerzeugung dieser Arten als Grundlage der Waldhonigerzeugung, besonders im waldreichen Süddeutschland und den angrenzenden Gebieten, kann nicht hoch genug veranschlagt werden. Rund 70% des Honigs, der hier alljährlich auf den Markt kommt, entstammt dem Walde. Sie ist es auch, die im Mittelalter die Grundlage einer der wichtigsten forstlichen Nebennutzungen abgab und damals einen eigenen blühenden Gewerbezweig nährte, der in der Zeidlerzunft zusammengefaßt war. Er erlag mit Beginn der Neuzeit der Konkurrenz des Rohrzuckers aus Übersee, der als billigerer Süßstoff im menschlichen Nahrungshaushalt den Honig verdrängte. So wie die Dinge heute liegen, werden die äußerst ergiebigen Honigtau-Trachtquellen des Waldes nur zu einem geringen Bruchteil genutzt und riesige Werte gehen alljährlich unserer Ernährung wirtschaftlich verloren. —

Zanders neues Buch ist die erste zusammenfassende Darstellung des Gesamtgegenstandes. Ein riesiges Material eigener Untersuchungen und solcher, die in der Fachliteratur verstreut sind, ist hier zusammengetragen und kritisch gesichtet worden — ausgehend von der waldbaulichen Zusammensetzung unserer Forsten in früheren Zeiten bis zur Gegenwart, über all das, was von Honigtauerzeugern und ihrer Lebensweise bekannt ist, bis zum mikroskopischen Analysenbild der Waldhonige, Zanders eigenstem Arbeitsfeld. Obschon diese sich von Blütenhonigen in der Regel unschwer unterscheiden lassen, sind sie doch untereinander bis jetzt nicht eindeutig zu trennen. Sichere Weiser für Honigtauhonige zum Unterschied von Blütenhonigen, sind Sporen von Rußtaupilzen, Grünalgen (die zur Kleinlebewelt von Nadel- und Laubhölzern gehören), Rußpartikel u. a. Solche von Nadelhölzern enthalten mehr Algenzellen, jene von Laubhölzern mehr Sporen der Rußtaupilze, die der Art nach im einzelnen noch unbekannt, zu den *Fungi imperfectii* gehören. Daneben finden sich in allen Honigtauhonigen auch Pollenkörner, bezeichnenderweise meist von Windblütlern. Durch Luftbewegung verweht, setzen sie sich im Honigtau ab.

Alles in allem: Der vorliegende Band krönt das Lebenswerk des Altmeisters der deutschen Bienenkunde. Er enthält die wissenschaftlichen Grundlagen, auf denen aufbauend die Waldbienenzucht wieder wie einst zu einer wichtigen forstlichen Nebennutzung werden kann. Zwölfer, München.

Zander, Enoch, Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen, Band V (Die Zucht der Biene). 7. neubearbeitete Auflage. 298 S. mit 191 Abb. Stuttgart, E. Ulmer-Verlag, 1949. Preis geb. 6,50 DM.

Zanders „Zucht der Biene" ist seit dem Erscheinen der ersten Auflage zum klassischen Werk der deutschen praktischen Bienenzucht geworden. Seinen großen Erfolg verdankt es in erster Linie dem Streben des Verfassers, Bienenpflege und Bienenzucht auf eine gesicherte wissenschaftliche Grundlage zu stellen. Es unterscheidet sich dadurch sehr vorteilhaft von den meisten volkstümlichen Darstellungen des Gegenstandes im deutschen Schrifttum. Das Werk umfaßt das Gesamtgebiet der praktischen Bienenpflege mit Einschluß der Königinnenzucht. Es berücksichtigt kritisch — und darin liegt sein besonderer Vorzug — die wichtigsten einschlägigen Arbeiten des In- und Auslandes bis 1949. Durch diesen Umstand wird es für jeden unentbehrlich, der mit Fragen der praktischen Bienenzucht zu tun hat und der sich laufend über Fortschritte und Neuerungen auf dem Gebiet zu unterrichten strebt. Zwölfer, München.

Tischler, Wolfgang, Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. 220 S. mit 65 Abb. Braunschweig, Friedr. Vieweg & Sohn, 1949.

Angewandte Entomologie ist wesentlich eine Nutzanwendung ökologischer Gedankengänge. So wird jeder Fachvertreter das neu erschienene Werk begrüßen und mit besonderem Interesse zur Hand nehmen, zumal zusammenfassende Bearbeitungen des Gegenstandes im deutschen Schrifttum bislang spärlich vertreten sind. Für Tischler, der dem Kreis um Thienemann nahesteht, ist die Biozönotik Inbegriff ökologischer Forschungen. Ihr ist der Hauptteil des Buches gewidmet und in der Darlegung ihrer Grundbegriffe und Arbeitsweisen liegt auch seine besondere Stärke. Sie lehnt sich stark an bewährte

Grundsätze von Limnologie und Pflanzensoziologie an, die gegenüber der Biozönotik der Landtiere einen weiten Vorsprung haben und sich zu selbständigen Disziplinen entwickelten. Weniger gut ist dem Verfasser die Darstellung der Grundzüge der Autökologie gelungen, jenes Gebiet, das gerade innerhalb der angewandten Entomologie des In- und Auslandes durch experimentelle und Freilanduntersuchungen außerordentlich gefördert worden ist. Wenn auch der ungeheure Stoff, den ihr Schrifttum bietet, im Rahmen einer gedrängten Darstellung nicht voll zu Wort kommen kann, so hätten doch manche Arbeiten von grundsätzlicher Bedeutung in diesem Zusammenhang berücksichtigt werden müssen, die dem Verfasser unbekannt geblieben zu sein scheinen. Auch die Auswahl der Beispiele ist nicht immer glücklich gewählt. Sie stützt sich leider etwas zu einseitig auf Arbeiten des Kieler Entomologenkreises um Kaufmann, die an sich nichts grundsätzlich Neues brachten. Bei dem mit dem Gegenstand nicht Vertrauten muß so der irrige Eindruck entstehen, als ob von dieser Seite die einschlägige Forschung am nachhaltigsten gefördert worden sei.

Von diesen Mängeln abgesehen, ist das Tischlersche Buch besonders als Einführung in die Biozönotik der Insektenfauna des Landes warm zu empfehlen.

Zwölfer, München.

Schmidt, E. W., Die kranke Pflanze. 232 S. Berlin-Kleinmachnow, Gartenverlag G. m. b. H., 1948.

„Dieses Buch ist kein Lehrbuch mit A, B, C und erstens, zweitens, drittens. Noch viel weniger stellt es ein Handbuch vor, das um Vollständigkeit bemüht ist. Ein Lesebuch wurde geschrieben und unterhaltsam soll es sich darin lesen; das war die Absicht."

„Von Krankheiten und Schädlingen unserer Kulturpflanzen wird berichtet. Wir hören auch von großem und kleinem Menschentum, von geraden und krummen Forschungswegen und seltsamen Irrgängen. Und wir sehen, wie die Krankheiten die Pflanzen ebenso durch die Jahrhunderte begleitet haben wie die Menschen auch."

Diese paar Sätze aus dem Vorwort geben einen guten Begriff über den Inhalt. Die Darstellung ist wirklich unterhaltsam und auch spannend, besonders wo auf die geschichtliche Entwicklung der Erkenntnisse in den letzten Jahrhunderten eingegangen wird. Die Beispiele von Großschädlingen und die durch sie verursachten Verwüstungen sind gut gewählt, die Schilderungen der Einzelheiten im großen und ganzen den neueren Ergebnissen der Forschung entsprechend und so ist das Buch in der Tat sehr gut geeignet, weitere Kreise an das so unendlich wichtige Gebiet der Pflanzenkrankheiten und Schädlinge und deren Bekämpfung heranzuführen und sie dafür zu interessieren. Und damit ist schon viel gewonnen für die Weiterentwicklung unserer Wissenschaft. Dem Buch ist die weiteste Verbreitung zu wünschen.

K. E.

Horion, Adolf, Käferkunde für Naturfreunde. XIV und 292 S., 21 Tafeln und 169 Abb. im Text. Frankfurt a. M., Verlag Vittorio Klostermann, 1949.

Das mit einem erfrischenden, wohltuenden Geleitwort unseres großen führenden Schriftstellers Ernst Jünger eingeleitete neueste Buch von Adolf Horion füllt eine große Lücke aus, indem es der Coleopterologie Leben gibt. Jeder Coleopterologe sollte neben seiner systematischen Literatur die Käferkunde Horions gebrauchen, die ihm über die Lebensweise der Käfer einen guten Überblick gibt. Natürlich konnte dies nur auswahlweise geschehen, nur von den wichtigsten Familien einige Beispiele. Die Auswahl ist geschickt getroffen, die Darstellung anschaulich, so daß das Studium sehr reizvoll ist, nicht nur Aufschluß darüber gebend, wie die gesammelten Tiere leben und sich entwickeln, sondern dem Sammler auch manche Hinweise, wo diese und jene Arten zu suchen und zu finden sind.

Systematik und Biologie verbinden sich zu einem Ganzen und geben so der Coleopterologie einen ganz anderen Inhalt. Dann „verkörpern sich in ihr", wie Ernst Jünger so schlagend im Geleitwort schreibt, „nicht nur Wissen, sondern viel an Freude, an Bereicherung der Augen und des Herzens, an sorgenbrechender Substanz". K. E.

Horion, Adolf, Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Band II, 388 S. Frankfurt a. M., Verlag Vittorio Klostermann. Preis 25,— DM.

Von Horions Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer ist nun der II. Band erschienen, ein stattlicher Band von 388 Seiten. Er enthält die Familiengruppe der *Palpicornia*. Schon Weihnachten 1941 lagen die ersten Korrekturen vor. Als der Satz 1943 endlich fertig war, gab es kein Papier mehr. Nach dem Zusammenbruch hat die Wiener Druckerei den Satz wieder auseinandergenommen. Erst im Jahre 1947 glückte es dem Verfasser einen neuen Verlag zu finden.

Die bekannte Horionsche Gründlichkeit und Zuverlässigkeit ist das Charakteristikum auch dieses Bandes. Ein sehr wertvolles Buch für den ernsten Coleopterologen, dazu angetan, das Bild jeder gesammelten Art nach seiner geographischen Verbreitung zu erweitern und zu vervollkommnen. Es gehört neben der vorher besprochenen „Käferkunde" und den systematischen Bestimmungsbüchern zu dem notwendigen Literaturapparat jedes Coleopterologen. Es wäre nur zu wünschen, daß die folgenden Bände, die zum Teil schon druckfertig vorliegen, in nicht zu langen Zeitabständen erscheinen können und die Hindernisse, die heute ja bei jeder Buchgeburt im Wege stehen, zu überwinden sind.

K. E.

Schmidt, H. von, „Durch Insekten hervorgerufene Krankheiten". 277 S. mit 123 Abb. Stuttgart, Ferdinand Enke-Verlag, 1949. Preis geb. 32,50 DM.

Das Buch soll in Form eines Leitfadens die medizinisch wichtigen Beziehungen zwischen Mensch und Insekt darstellen, dabei hat der Verfasser Wert darauf gelegt, nicht nur die entomologischen Tatsachen, sondern auch den hygienisch-klinischen Anteil des Themas voll zur Geltung kommen zu lassen, wodurch sich das vorliegende Buch von manchen ähnlichen Büchern unterscheidet.

Nach einer kurzen geschichtlichen Einleitung werden in 10 Kapiteln folgende Gebiete der medizinischen Entomologie behandelt: Schädigung durch Brennhaare, durch Hautdrüsen, durch Körpersäfte (Blut), durch Biß, durch Stich, blutsaugende Krankheitsüberträger verschiedener Art, blutsaugende Culiciden, Parasiten und Gelegenheitsparasiten und endlich Bekämpfung schädlicher Insekten, Therapeutik.

Unter den Bekämpfungsmitteln werden auch die neuen synthetischen Kontaktmittel behandelt, deren „hygienische Bedeutung kaum überschätzt werden kann". Bezüglich der Bebilderung sind leider ein großer Teil der vorgesehenen Originalabbildungen durch Kriegsereignisse verlorengegangen, so daß vielfach Reproduktionen aus anderen Werken herangezogen werden mußten, was sehr zu bedauern ist. Ein sehr ausführliches Literaturverzeichnis beschließt das Buch, das in manchen Punkten sich vor den anderen, 1949 erschienenen Büchern ähnlichen Inhalts auszeichnet und sehr empfohlen werden kann.

K. E.

Steiniger, Fritz und **Kreul, Helmut,** Taschenbuch der Bekämpfungsmittel für Schädlingsbekämpfer und Drogisten. 272 S. Husum 1948.

Das im Auftrag der Vereinigten Landesverbände der Schädlingsbekämpfer der Westzone und des Verbandes Deutscher Drogisten bearbeitete Handbuch soll vor allem den praktischen Belangen des Schädlingsbekämpfers und Drogisten dienen, ihnen einen Anhaltspunkt für die richtige Auswahl aus der Unmasse der angebotenen Mittel zu geben. Durch verschiedene Zeichen, die vor den Namen der Mittel stehen, wird kenntlich gemacht, ob die Mittel begutachtet sind oder nicht, ob sie besonders zu empfehlen sind usw.

Die Liste der Mittel ist nach den Schädlingen (z. B. Mottenmittel, Kornkäfer-, Fliegenmittel) oder den chemischen Stoffgruppen (z. B. Phosphor, Kupferspritzmittel, Nikotinmittel usw.) geordnet. Vor der Mittelliste ist ein Verzeichnis der Herstellerfirmen aufgeführt. Bei der Durchsicht des Handbuches staunt man über die Unzahl der Mittel (Mottenmittel z. B. weit über 100) und begreift man, welch große Lücke mit dem Handbuch ausgefüllt wird.

K. E.

Krankheiten und Schädlinge im Obstbau und ihre Bekämpfung

Von Dr. W. KOTTE

2. neubearbeitete Auflage. 1948. 337 Seiten mit 213 Textabbildungen und 8 farbigen Tafeln
Kartoniert 24,— DM, Halbleinen gebunden 25,60 DM

Das hervorragend ausgestattete Werk behandelt in anschaulicher und umfassender Darstellung alle Krankheiten und Schädlinge im Obstbau sowie die praktischen Maßnahmen zu ihrer Bekämpfung. Es wird von allen Fachleuten als eines der besten anerkannt, die es auf diesem Gebiet gibt.

Aus einer Buchbesprechung im Nachr.-Blatt der Biol. Zentralanstalt Braunschweig, Ref. H. R. Pape, Kiel:

„Von der Fachwelt wird es lebhaft begrüßt, daß das Kottesche Buch jetzt wieder in neuer Auflage zu haben ist...., stellt das Buch doch wohl die beste zusammenfassende Bearbeitung des Gegenstandes dar, die wir zur Zeit haben..... So dürfte das Buch, das auf bestem Kunstdruckpapier gedruckt ist, nach wie vor als Standardwerk für jeden, der sich mit obstbaulichem Pflanzenschutz befaßt, unentbehrlich sein."

BRAUN-RIEHM

Krankheiten und Schädlinge
der landwirtschaftlichen und gärtnerischen Kulturpflanzen und ihre Bekämpfung

Für Praxis und Studium

Sechste Aufl. 1950. Bearbeitet von Dr. H. BRAUN
o. Prof. u. Direktor des Instituts für Pflanzenkrankheiten der Universität Bonn

352 Seiten mit 243 Textabbildungen. Halbleinen gebunden mit zweifarbigem Schutzumschlag 22,— DM. Karton. 20,— DM

Die in großen Teilen völlig neubearbeitete sechste Auflage des Buches konnte durch die Vereinigung in einer Hand einheitlicher den Erfordernissen der Ausbildung angepaßt werden. Größter Wert ist auf möglichst erschöpfende Beschreibung der Krankheitssymptome gelegt worden, um mit Unterstützung der Bestimmungsschlüssel auch dem Nichtfachmann die richtige Diagnose zu erleichtern. Dem gleichen Zweck dient die Einfügung neuer, besonders charakteristischer Aufnahmen einer ganzen Anzahl von Schadensbildern, die bisher gar nicht oder unbefriedigend illustriert waren. Auf der anderen Seite ist durch eingehende Erörterungen der krankheitsbegünstigenden Umweltbedingungen ein besseres Verständnis für den Wert der Hygiene angestrebt worden, die stets die Grundlage im Kampf gegen Krankheiten und Schädlinge bilden muß. Wer noch tiefer in die oft verwickelten Zusammenhänge eindringen möchte, den leitet die nahezu verdoppelte Anzahl von Literaturhinweisen auf den richtigen Weg. Sie sind so gewählt, daß einmal die neuesten Arbeiten Berücksichtigung gefunden haben und zum anderen solche bevorzugt herangezogen worden sind, die selbst wieder umfassende Literaturzusammenstellungen bringen.

Verlag Paul Parey in Berlin und Hamburg

PAUL SORAUER

Handbuch der Pflanzenkrankheiten

IV. Band: **Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen, I. Teil**

5. Auflage (2 Lieferungen)

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachwissenschaftler
herausgegeben von Prof. Dr. H. BLUNCK, Bonn

Lieferung 1, 1949, 427 Seiten mit 210 Textabbildungen. Brosch. 38,— DM

Inhalt: Thate, R., Protozoa, Urtiere. — Goffart, H., Nematodes, Fadenwürmer. — Goffart, H., Annelida, Ringelwürmer. — Tomaszewski, W., Mollusca, Weichtiere. — Kaufmann, O., Arthropoda, Gliederfüßler. — Thate, R., Crustacea, Krebstiere. — Schubart, O., Myriapoda, Tausendfüßler. — Zacher, F., Arachnoidea, Spinnentiere. — Kaufmann, O., Hexapoda, Insekten. — Tomaszewski, W., Apterygota. — Tomaszewski, W., Odonata, Libellen. — Friederichs, K., Embioptera, Spinnfüßler. — Zacher, F., Orthopteroidea, Geradflügler. — Weidner, H., Isoptera, Termiten, Weiße Ameisen. — Weidner, H., Psocoidea. — Blunck-Neu, Thysanopteroidea (Physopoda), Fransenflügler, Blasenfüße.

Die 2. (Schluß-) Lieferung wird unter anderem den umfangreichen Abschnitt über die Lepidopteren (Schmetterlinge) enthalten und im Frühjahr 1951 erscheinen.

Der Erwerb der 1. Lieferung verpflichtet zur Abnahme der 2. (Schluß-) Lieferung.

Das in der ganzen Welt maßgebende Standardwerk der Pflanzenkrankheiten und des Pflanzenschutzes. Eine während des Krieges in Vorbereitung befindliche Neuauflage dieses Bandes wurde vernichtet. Nach langem Fehlen wird dieselbe daher dringend erwartet.

Anzeiger für Schädlingskunde

zugleich Nachrichtenblatt
der Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie e.V.

Begründet 1925

von Prof. Dr. Dr. h. c. K. ESCHERICH und Prof. Dr. F. STELLWAAG

Herausgeber: Dr. H. W. FRICKHINGER

Die Zeitschrift erscheint monatlich.
Bezugspreis vierteljährlich 4,50 DM-West zuzüglich Zustellgebühren

Die Zeitschrift berichtet interessant und anregend in Originalaufsätzen und Berichten hervorragender Wissenschaftler und Fachkenner über das Auftreten von Schädlingen in aller Welt, die Entwicklung der Mittel und Methoden der Schädlingsbekämpfung im In- und Ausland und die praktische Anwendung neuer Mittel zur Bekämpfung tierischer Schädlinge. Sie hat es sich zur Aufgabe gemacht, die Erkenntnisse der Wissenschaft und Ergebnisse der Forschung der Praxis zu vermitteln und dazu beizutragen, dem praktischen Schädlingsbekämpfer die modernsten und wirkungsvollsten Bekämpfungsmittel und ihre Anwendungsmethoden nahezubringen.

Verlag Paul Parey in Berlin und Hamburg

Verlag: Paul Parey, (1) Berlin SW 68, Lindenstraße 44-47 (Amer. Sektor). Herausgeber: Geh. Reg.-Rat Professor Dr. Karl Escherich, München 19, Prinzenstr. 26. B 237 ISB Berlin. Printed in Germany. Druck: Hermann Beyer & Söhne (Beyer & Mann). Gen.-Nr.: KB/Z 024 — Erscheinungsweise: Jährlich 1 Band (4 Hefte)